



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

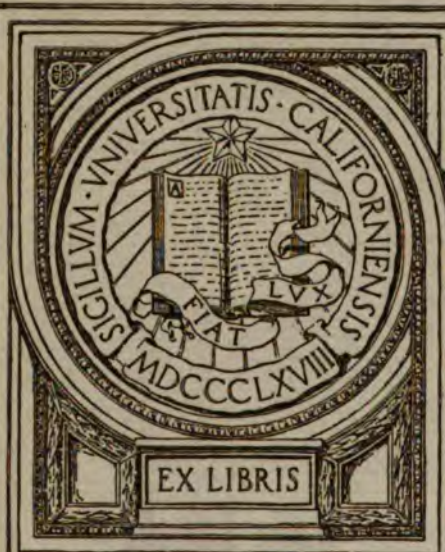
## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.

RECEIVED  
LIBRARY  
UNIVERSITY OF  
CALIFORNIA

EARTH  
SCIENCES  
LIBRARY

GIFT OF  
Charles L. Camp



EX LIBRIS

~~MATTHEW CAMP~~

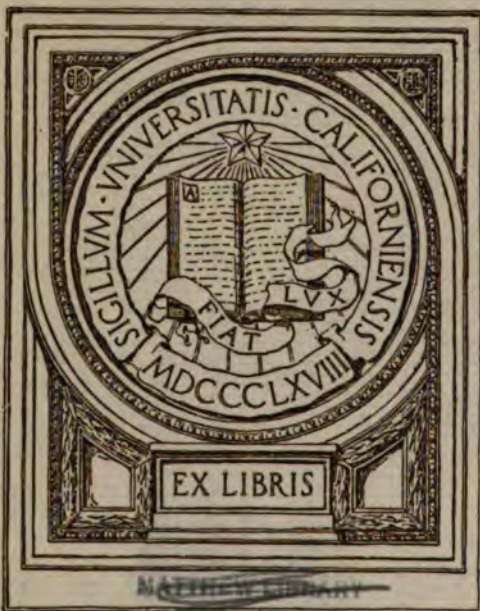




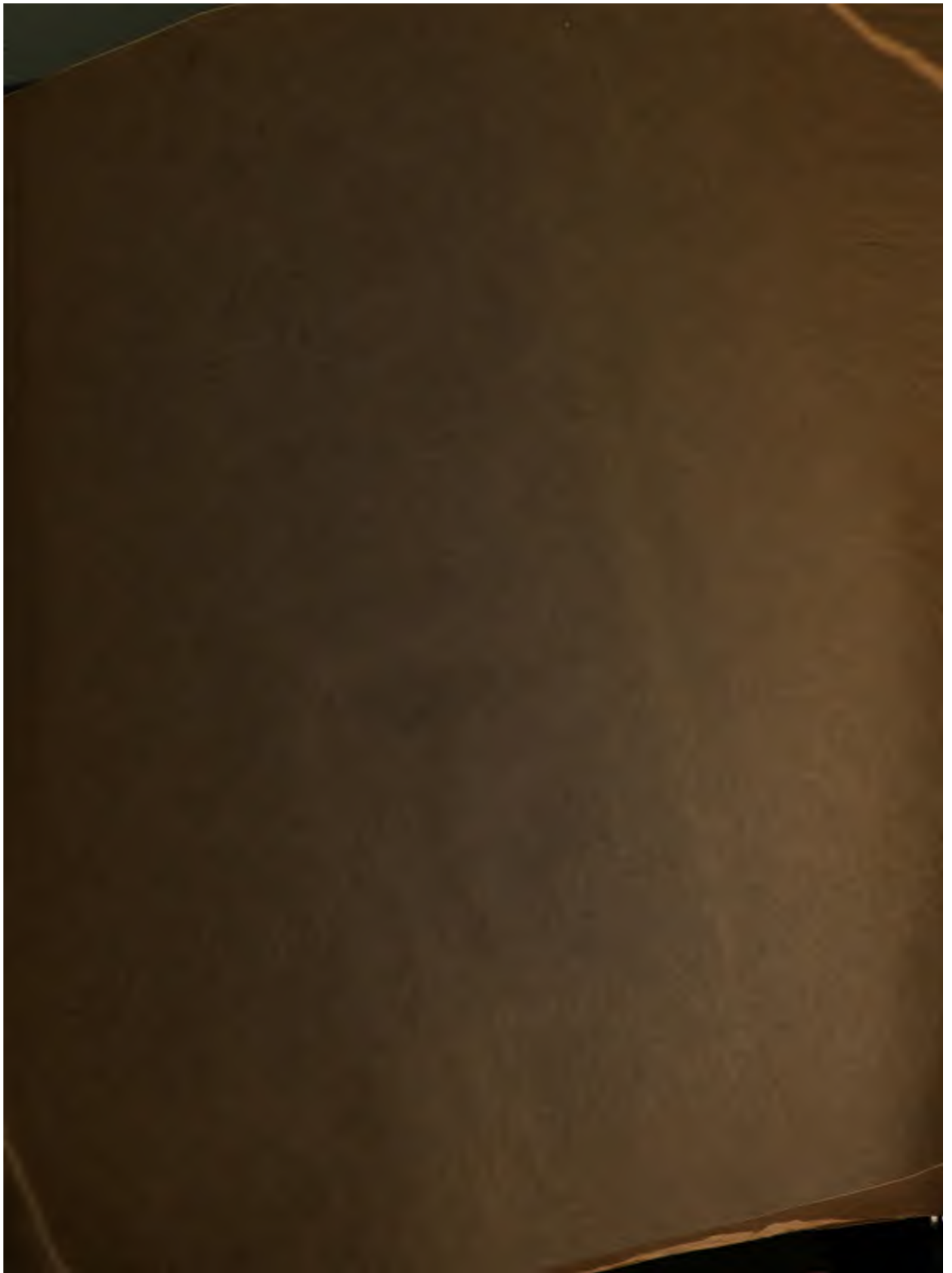
BERKELEY  
LIBRARY  
UNIVERSITY OF  
CALIFORNIA

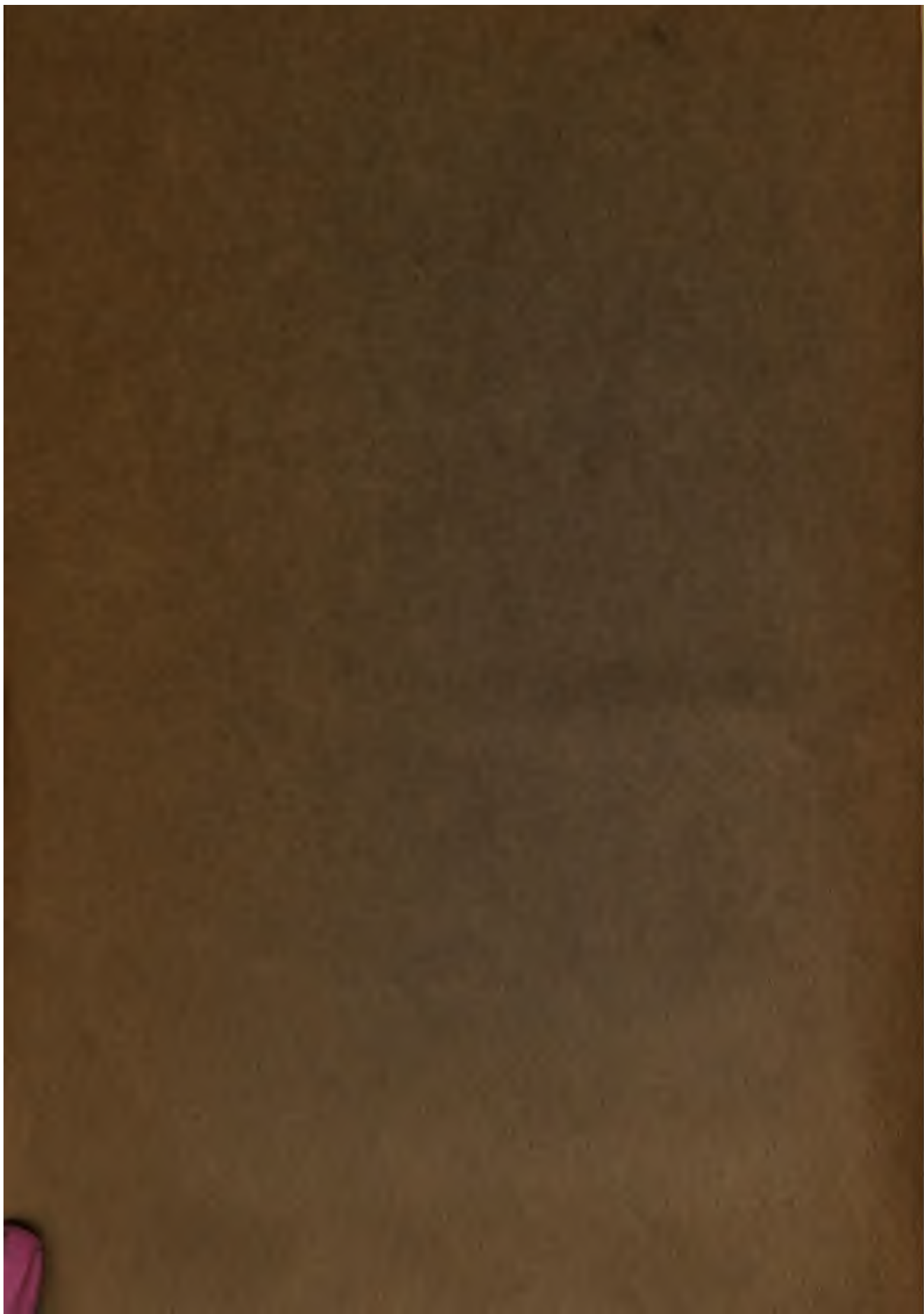
EARTH  
SCIENCES  
LIBRARY

GIFT OF  
Charles L. Camp



~~MATTHEW LIBRARY~~





UNIV. OF  
CALIFORNIA

QL835  
C5

EARTH  
SCIENCES  
LIBRARY

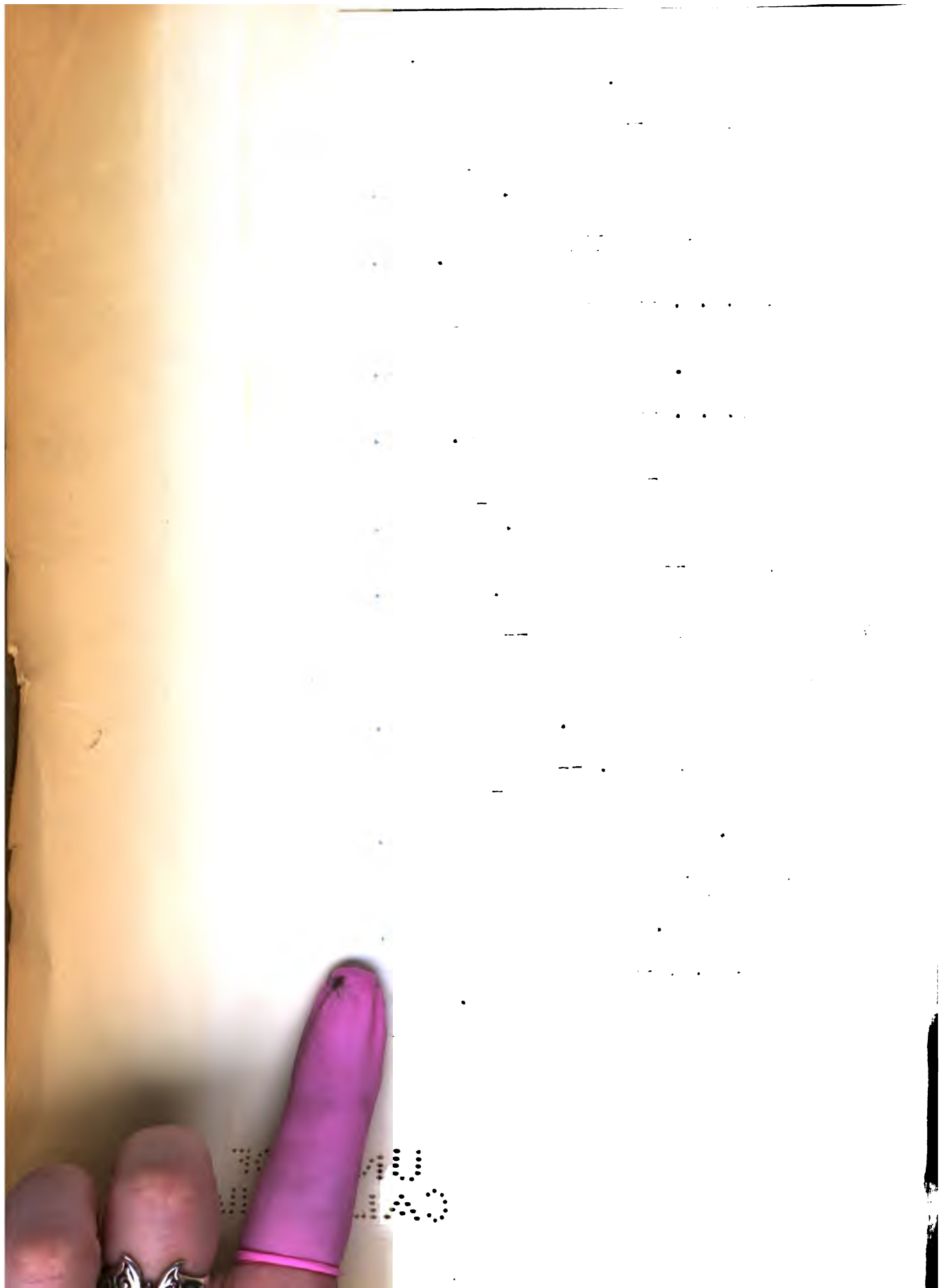
TO VNU  
LIBRARY



## Contents (Cont'd)

- 1897 Maurer, F. -- Blutgefäße im Epithel. 11.
- 1897 Eisen, Gustav -- Plasmocytes; The Survival of the Centrosomes and Archoplasm of the Nucleated Erythrocytes, as free and independent elements in the Blood of *Batrachoseps Attenuatus* Esch. 12.
- 1898 Bethge, Emil -- Das Blutgefäßsystem von *Salamandra maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*; mit Betrachtungen über den Ort der Athmung beim Lungenlosen *Spelerpes fuscus*. 13.
- 1905 Miller, Wm. Snow -- The Blood and Lymph Vessels of the Lung of *Necturus Maculatus*. 14.
- 1905 Meves, Friedr. -- Kritische Bemerkungen über den Bau der roten Blutkörperchen der Amphibien. 15.
- 1905 Romeiser, Theodore H. -- A Case of Abnormal Venous System in *Necturus Maculatus*. 16.
- 1906 Seelye, Anne Barrows -- Circulatory and Respiratory Systems of *Desmognathus Fusca*. 17.
- 1909 Williams, Stephen R. -- Anomalies of the Pulmonary Artery in *Necturus*. 18.

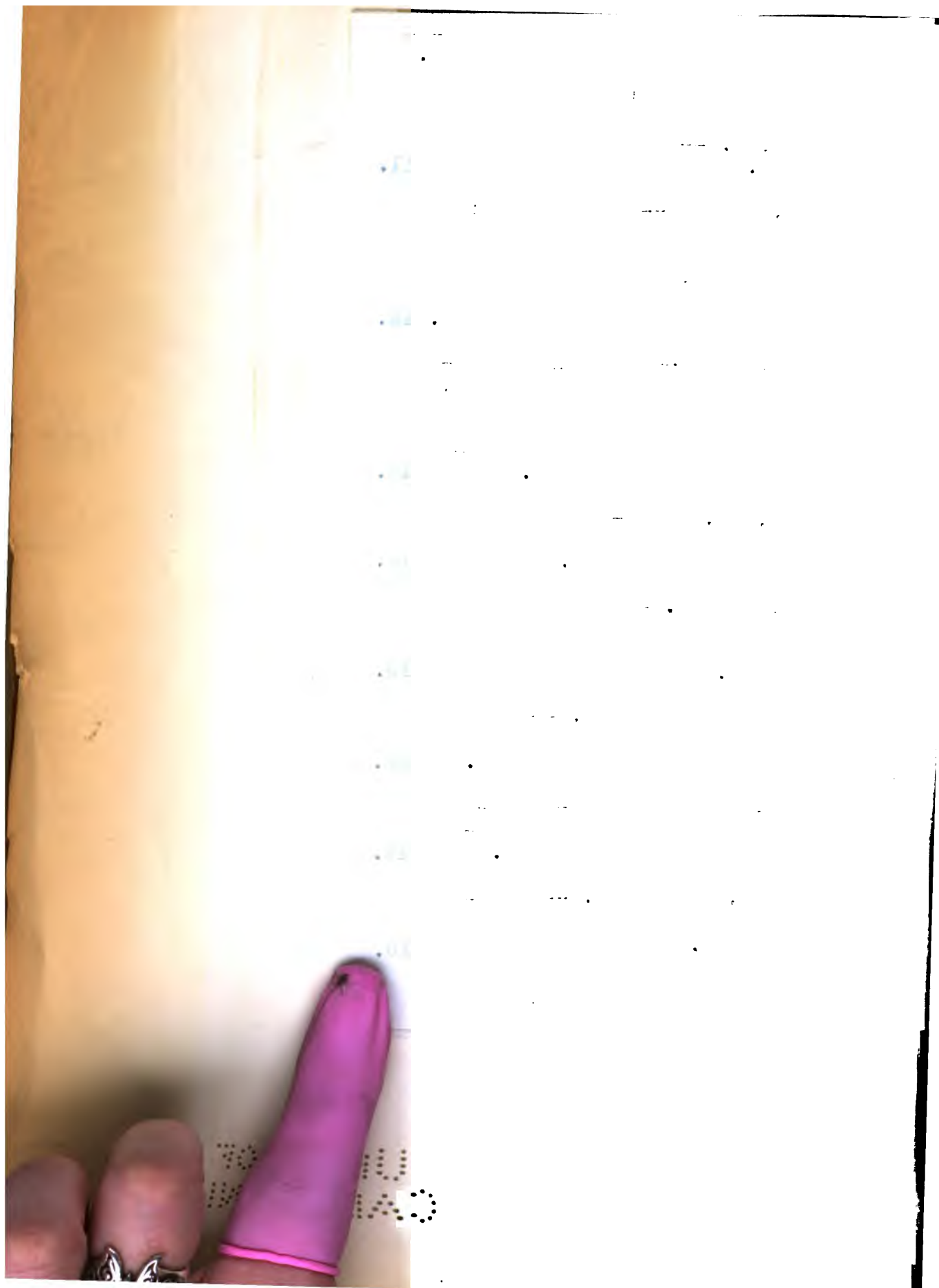
326886



## Contents (Cont'd)

- 1897 Maurer, F. -- Blutgefäße im Epithel. 11.
- 1897 Eisen, Gustav -- Plasmocytes; The Survival of the Centrosomes and Archoplasm of the Nucleated Erythrocytes, as free and independent elements in the Blood of *Batrachoseps Attenuatus* Esch. 12.
- 1898 Bethge, Emil -- Das Blutgefäßsystem von *Salamandra maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*; mit Betrachtungen über den Ort der Athmung beim lungenlosen *Spelerpes fuscus*. 13.
- 1905 Miller, Wm. Snow -- The Blood and Lymph Vessels of the Lung of *Necturus Maculatus*. 14.
- 1905 Meves, Friedr. -- Kritische Bemerkungen über den Bau der roten Blutkörperchen der Amphibien. 15.
- 1905 Romeiser, Theodore H. -- A Case of Abnormal Venous System in *Necturus Maculatus*. 16.
- 1906 Seelye, Anne Barrows -- Circulatory and Respiratory Systems of *Desmognathus Fusca*. 17.
- 1909 Williams, Stephen R. -- Anomalies of the Pulmonary Artery in *Necturus*. 18.

326825



Circulatory

Amphibia.

Contents (Cont'd)

- 1910 Oliver, Kathleen K. -- The  
Structure of the Truncus Art-  
eriosus in Species of the  
Genera Hyla, Limnodynastes,  
Chiroleptes, Heleioporus,  
Pseudophryne, and Notaden. 19.
- 1915 Kampmeier, Otto Frederic --  
On the Origin of Lymphatics  
in Bufo. 20.
- 1929 Slonimski, Piotr -- Cell Ele-  
ments and their Derivatives in  
the Blood of Batrachoseps at-  
tenuatus Esch. 21.
- 1833 Müller, John -- On the Exis-  
tence of Four Distinct Hearts,  
having regular pulsations, con-  
nected with the Lymphatic Sys-  
tem, in Certain Amphibious Ani-  
mals. 22.
- x





**Monographie**

über den

**Einfluss der Gase**

auf die

**Form der Blutkörperchen**

von

*Rana temporaria.*

Von

**Dr. Emil Harless.**

Mit 2 Kupfertafeln.

Erlangen,

Verlag von Carl Heyden.

1846.

**Fig. 10.** a b zwei Woulfsche Flaschen durch Blechreifen h mit einander verbunden; c c die beiden Hähne die bei e in die gemeinschaftliche Röhre münden; f das Glasplatten-paar; g die Cautschouc-Verbindung. cf. pag. 26.

**Fig. 11.** Die Canüle, welche in die gerade Glasröhre eingefügt ist, die zwischen den Glasplatten mündet. a b der luftdicht schliessende Hahn; c c die Arme der Canüle; d die äussere Mündung derselben, in welche die Handluftpumpe eingesetzt wird. cf. pag. 30.

**Fig. 12.** a die Retorte, in der das Gas entwickelt wird. b die Glasröhre, die zwischen den Glasplatten d mündet. c die Blechrinne, die mit warmen Sand gefüllt werden kann; e die Ausführungsröhre. cf. pag. 32.

**Fig. 13.** a Retorte; b die durch das Wasser in h kalt gehaltne Vorlage, in der sich Chlorcalcium befindet. c die Gasleitungsröhre die mit d verbunden ist, welche zwischen den Glasplatten e mündet. f das Ausführungsrohr. g der Hahn der in die pneumatische Wanne taucht. cf. pag. 33.

Das Blut aller Thiere, sowohl der Wirbelthiere, als der Wirbellosen, besteht in histologischer Beziehung bekanntlich aus zwei Bestandtheilen: aus einem unorganisirten, vollständig strukturlosen, Fluidum: dem liquor sanguinis, und aus isolirten elementaren Formen, Zellen oder Bläschen, den Blutkörperchen, die Malzighi entdeckte, und Leeuwenhoek schon genau beschrieben hat. Gleich andern elementaren Formen der Organismen unterscheidet man an ihnen eine äussere Membran, einen Inhalt und bei vielen deutlich einen Kern; dass sie somit in die Kategorie der Zellen zu stellen, unterliegt wohl jetzt keinem Streit mehr, nachdem man die Bedeutung des Kerns, seine oft ganz vorübergehende Existenz, sein Verschwinden in so manchen andern Zellen der Thiere und Pflanzen durch Schleiden, Schwann und andere neue Forscher kennen gelernt hat. So ähnlich sonst die Gewebe in den verschiedenen Thierklassen einander sind, wie Muskelfasern, Nerven, Knochen, so merkwürdige Unterschiede zeigen die Formen der Blutkörperchen, nicht allein von Thieren der verschiedenen grossen Abtheilungen, sondern z. B. der Wirbelthiere; ja selbst der Säugethiere unter einander. Form und Grösse ist gerade in den verschiedenen Klassen der Wirbelthiere auffallend verschieden; nach R. Wagner stellt sich das Verhältniss der Grösse der einzelnen Blutkörperchen so heraus:

- 0,002 Mensch.
- 0,002 Affe.
- 0,002 Aphrodita aculeata.
- 0,003 Anadonta.
- 0,005 Scorpion.
- 0,005 Squilla mantis.

0,008 lang	{ Taube.
0,003 breit	
0,010 lang	{ Frosch.
0,006 breit	
0,023 lang	{ Proteus.
0,012 breit	

In Beziehung auf die Form sind sie vollkommen rund bei den Säugethieren mit Ausnahme der Lamaartigen Thiere.

Weniger regelmässig rund bei den Wirbellosen. Elliptisch bei den Vögeln, Amphibien, Fischen und den Lamaartigen Thieren.

Die Scheiben besitzen eine nach innen convexe Mitte bei den Säugethieren; eine nach aussen convexe Mitte bei den Amphibien, Fischen und Vögeln, Lamaarten.

Keine Konvexität oder Konkavität in der Mitte, sondern einzelne Körnchen, die der Wirbellosen, Auchenia Vicugna, Paca, Lama.

Einen deutlichen Kern besitzen die Mehrzahl elliptischer Blutkörperchen, die Minderzahl der runden.

Der Farbstoff des Blutes ist bei den Wirbelthieren immer den Blutkugeln anvertraut, während er bei den meisten wirbellosen Thieren im liquor sanguinis aufgelöst ist z. B. bei den Krustaceen; dagegen ist er bei einigen Anneliden *Terebella Nereis*<sup>1)</sup> wenigstens auch, wenn vielleicht nicht ausschliesslich, wie bei den Wirbelthieren an die Blutkörperchen gebunden. — Dass diese Blutkörperchen eine wichtige Rolle in der Oekonomie der Organismen spielen, lässt sich bei ihrer fast allgemeinen Verbreitung im Thierreich von vorn herein erwarten. Ihre verschiedene Form und Grösse, ihre hier grössere (Wirbelthiere), dort geringere Anzahl (Wirbellosen) deuten auf eine bestimmte, freilich bis jetzt noch nicht mit vollständiger Klarheit dargelegte Stellung zu dem ganzen Organismus. Dass sie keinen unmittelbaren Antheil an der Ernährung

---

1) R. Wagner zur vergleichenden Physiologie des Blutes pag. 32.



haben wie früher angenommen wurde (Leeuwenhoek, Dutrochet, Döllinger) steht fest. Sie entstehen und lösen sich im liquor sanguinis wieder auf, ohne sich irgendwo in dem Parenchym der Organe festzusetzen, und mit diesem behufs seines Wachstums zu verschmelzen.

Dass sie dagegen indirekt zur Ernährung der Gewebe beitragen, lässt sich mit Wahrscheinlichkeit vermuthen, wenn man bedenkt, dass die farblosen Kügelchen, aus denen sich die Körperchen entwickeln, in sich ihren Farbstoff bilden; durch eine Kraft, die allen Zellen eigen ist, und die Schwann die metabolische genannt hat; dass dieselbe Kraft auch den weiteren Inhalt der Zelle chemisch zu verändern im Stande ist, so wird man nicht zweifeln, dass durch die Existenz der Blutkörperchen der durch die Chylusgefäße in den Kreislauf eingeführte Saft modificirt und in veränderter chemischer Beschaffenheit aus den sich auflösenden Zellen frei gegeben, und sofort auf dem Weg der Exosmose dem Parenchym der Organe zu ihrer Produktion oder Regeneration übergeben wird.

Wie für die Ernährung auf indirektem Weg, so sind auch für die Respiration diese Körperchen von der grössten Wichtigkeit.

Die vergleichend anatomischen Gründe hiefür sind folgende. In den Thieren, deren Respiration unvollkommen ist, wie bei den Wirbellosen, finden sich weniger als in dem der Wirbelthiere; unter den Wirbelthieren finden sich die meisten Blutkügelchen bei den Vögeln, welche bekanntlich die lebhafteste Respiration zeigen. Dies ergibt sich aus der Zusammenstellung der Blutanalyse von Dumas und Prevost.

Forelle 6,38

Frosch 6,90

Kalb 9,12

Pferd 9,20

Schaaß 9,35

Ziege 10,20

Katze 12,04

Hund 12,38

Mensch 12,92

Reiher 13,26

Rabe 14,66

Ente 15,01

Landschildkröte 15,06

Taube 15,57

Huhn 15,71 Blutkörperchen.

Ebenso ist die Menge der Blutkugeln bei den jungen Thieren grösser als bei den Erwachsenen.

Die chemischen und physikalischen Gründe für die Betheiligung der Körperchen bei der Respiration sind die Farbveränderung derselben durch Sauerstoff und Kohlensäure, die bekanntlich das Blut hell- und dunkelroth zu färben im Stande sind. Dass hierbei hauptsächlich die Körperchen, und nicht der Farbstoff es sind, welche diese Farbveränderung bedingen, geht aus Scheerers Versuchen hervor, welcher zeigte, dass in Wasser aufgelöstes Hämatin niemals seine Farbe verändert, wenn auch lange Zeit O oder CO<sub>2</sub> Gas durch die Lösung geleitet wird.

Wie viel oder wie wenig dabei auf die Form und Grösse der Blutkörperchen ankommt, warum an der Stelle der biconvexen Mitte der einen eine biconcave Mitte bei andern tritt, sind Fragen, deren Lösung wir noch zu erwarten haben.

So viel steht fest, dass bei dem Contact von Atmosphäre und Blut durch die Membran der Lungencapillaren gasförmige Stoffe an die Blutkörperchen treten und von ihnen entweichen, und dass es bei der Stellung der Blutkörperchen zur Respiration durchaus nicht gleichgültig seyn kann, mit welchen Gasen die Blutkörperchen in Wechselwirkung treten.

Was wir bisher über die Wirkung der verschiednen Gase auf diese Gebilde erfahren haben, ist sehr lückenhaft und in kurzem etwa folgendes: Die runden Blutscheibchen trüben sich nach Nasse<sup>2)</sup>, bekommen einen etwas breiteren Farbstoff-Ring, werden etwas dunkler und dicker und kleben stärker zusammen.

---

2) Handwörterbuch v. R. Wagner, pag. 97, Bd. I.

Bei Einwirkung von Sauerstoff wird die vertiefte Stelle gleichmässiger hell, der Farbstoffring verschmälert sich; der Uebergang ist nicht deutlich markirt; Differenz der Grösse wird nicht angegeben.

Bei den elliptischen Blutkugeln der Vögel macht die  $\text{CO}_2$  die Blutkörperchen weniger scharf umschrieben; die vom Kern in der Mitte herrührende Trübung dehnt sich weiter aus, und verliert dabei die umschriebene Form.

Wasserstoffgas ruft ähnliche Veränderungen hervor, die Umrisse sind aber schärfer und die Breite hat etwas zugenommen.

Man hat demnach aus diesen verschiedenen Versuchen erfahren, dass Veränderungen in der Gestalt der Körperchen durch den Einfluss verschiedener Gase hervorgebracht werden können; obgleich, wie wir später sehen werden, jenen Experimenten die zu wünschende und bei so subtilen Objekten unbedingt notwendige Genauigkeit abgeht.

Es ist gerade bei diesem Gegenstand erforderlich die mikroskopische Untersuchung an die Spitze zu stellen, nachdem durch manchfache Controversen endlich durch Magnus <sup>3)</sup> und Marchand's <sup>4)</sup> Versuche zur Evidenz erwiesen worden, dass durch Salze und Gasarten (wenigstens O, H und  $\text{CO}_2$ ) das Haematia chemisch nicht verändert wird, sondern, dass der ganze Process der Farbveränderung des Blutes durch jene Reagentien rein physikalischer Natur sey.

Marchand's Resultate sind nämlich folgende.

Sauerstoff, Stickstoff und Wasserstoff sind in dem Blute als Gase enthalten.

O kann, auch wenn er nicht chemisch auf das Blut einwirkt, doch eine Entwicklung von  $\text{CO}_2$  erzeugen, wenn derselbe im freien Zustand sich darin befindet.

Völlig von  $\text{CO}_2$  befreites Blut entwickelt bei Behandlung mit reinem O Gas keine Spur  $\text{CO}_2$  mehr.

3) Poggendorf, Annal. XL. 583, 1837.

4) Journal f. pract. Chemie v. Erdmann, Bd. 35, pag. 385 etc. 1845.

O Gas kann im freien und zwar aufgelösten Zustand im Blut enthalten seyn, wobei es durch andere Gasarten oder verminderten Luftdruck ausgeschieden werden kann.

O wirkt durch unmittelbare Absorption auch nicht zum Theil auf die Bestandtheile des Bluts chemisch ein, wenigstens nicht, wenn sich dasselbe ausserhalb des lebenden Körpers befindet, und man als Kennzeichen der Einwirkung die Entwicklung von  $\text{CO}_2$  betrachtet.

Was nun die Farbveränderung des Blutes durch Gase betrifft, so sind die hierüber vorliegenden Resultate folgende.

O Gas färbt das dunkelrothe Blut intensiv hellroth.

$\text{N}_2\text{O}$  Gas färbt das dunkle Blut hellroth.

N Gas erzeugt keine Farbveränderung weder im hellen noch im dunkelrothen Blut.

$\text{CO}_2$  Gas färbt hellrothes Blut schnell dunkelroth.

H Gas färbt hellrothes Blut mehr braunroth.

$\text{SH}_2$  Gas färbt das helle Blut endlich schwarz.

Chl. Gas färbt zuerst dunkler, dann entfärbt es.

$\text{PH}_3$  Gas färbt das hellrothe Blut tief kirschroth.

$\text{AsH}_3$  Gas färbt das Blut schwarzroth.

Jod Dämpfe färben das hellrothe Blut braungelb.

$\text{SO}_2$  Gas färbt das hellrothe Blut schwarzbraun.

Es fragt sich nun, wodurch wird die Farbenveränderung möglicherweise blos physikalisch hervorgerufen. Zuerst handelt es sich darum, ob die Farbe bei durchfallendem oder bei auffallendem Licht deutlichere Differenzen zeigt. Nach Einwirkung von CO- oder O tritt der Farbunterschied in dem nicht mit Wasser versetzten defibrinirten Blut in beiden Verhältnissen gleich deutlich hervor. Ist dagegen das Blut mit Wasser gemischt, so wird ein Farbunterschied nur bei durchfallendem Licht und selbst hier nach Scheerers Versuchen gar nicht, nach Bruch's <sup>5)</sup> und Marchand's <sup>6)</sup> Versuchen wenig

5) Henle's und Pfeufer's Zeitschr. Bd. I. p. 288 u. 440.

6) Journal f. pract. Chemie v. Erdmann, Bd. 11, pag. 401.



wahrgenommen. Scheerer's Theorie stützt sich auf die Erscheinungen bei auffallendem Licht.

Er brachte nämlich in das Blut verschiedene ganz indifferente Substanzen, und fand dabei ein Hellerwerden des Blutes, z. B. kleine Mengen feingepulverter Kreide, oder Oel, durch das sich beim Schütteln Ascherson'sche Kügelchen in grosser Menge bildeten. Diese Körperchen reflektiren viele Lichtstrahlen, und dadurch entsteht die hellere Röthe. Indem man Wasser zum Blut gesetzt wird, entsteht eine dunklere Färbung, was Scheerer mit der bekannten Erfahrung in Zusammenhang bringt, dass die Hüllen der Blutkörperchen durch diese Substanz dünner durchsichtiger werden. Je dünner diese Membran, um so deutlicher schimmert das Blutroth hindurch, um so weniger Lichtstrahlen werden von der Hülle reflektirt, im Gegensatz zu der dichteren Hülle bei Einfluss von O z. B. oder Säuren, die eine Contraktion der Membran hervorgerufen:

Ganz analog also einem dünnen hellen Glasplättchen, und einem Stückchen Milchglas, welches letztere ebenfalls mehr Licht reflektirt als ersteres.

So leitet Scheerer die ganze Farbveränderung von einem veränderten Zustand der Zellenmembran ab.

Dies ist aber nicht die einzige Möglichkeit, durch welche auf physikalischem Weg jenes Phänomen entstehen kann. Die zweite Möglichkeit ist die, dass durch den Einfluss des Sauerstoffs oder der Kohlensäure die exosmotische Stromrichtung des Hämatins aus den Blutkügelchen durch die Membran hindurch verändert wird. Auffallend ist nämlich, dass alle Substanzen, deren Concentrationsgrad grösser ist, als der des Inhalts des Blutkügelchens, das Blut hellroth machen, indem sie die Lösung des Farbstoffs im Blut verhindern; (z. B. concentrirte Zuckerlösung, Salze mit alkalischer Basis, und zwar selbst in reinem Wasserstoff oder Stickstoff, ja selbst Kohlensäure <sup>7)</sup>); umgekehrt dagegen erzeugen alle Substanzen, deren

---

7) Stevens, Lond. med. gaz. 1834. May Gregori und Zevino l'institut. Nro. 61.



spezifisches Gewicht sehr viel geringer ist, als des Inhalts der Blutkörperchen eine dunkelrothe Farbe, wie Wasser und alle verdünnten Lösungen.

Es fragt sich nun, inwiefern ist der Sauerstoff concentrirten, die  $\text{CO}_2$  wässrigen Lösung analog wirkend zu denken? und kann überhaupt durch Abänderung der exosmotischen und endosmotischen Verhältnisse ein Farben-Wechsel entstehen?

Denken wir uns die Gasarten als Flüssigkeiten, die in das Innere des Blutbläschens eindringen, so folgte, dass dieselben nach dem allgemeinen Gesetze der Diffusion der Gase durch die Membran der Zellen aus und eintreten. Es stehen bei gleichem und gleichbleibendem Druck die durch die Membran dringenden Gasvolumina in umgekehrter Proportion wie die Quadratwurzeln der Dichtigkeit der Gase (Graham). Unter diesen Voraussetzungen verhielten sich dann die Blutkörperchen analog jenen Blasen, welche Edwin Faust <sup>8)</sup> halb mit atmosphärischer Luft füllte, und dann in eine Glocke mit  $\text{CO}_2$  brachte; diese Blasen hatten sich in 8 Stunden so ausgedehnt, dass sie platzten. Mit einer solchen Ausdehnung ist natürlich eine Verdünnung der Membran verbunden, wodurch der exosmotische Process der tropfbaren Flüssigkeit innerhalb und ausserhalb der Blutkörperchen begünstigt wurde. Dann könnte aus den Blutzellen bei Einwirkung der  $\text{CO}_2$  der Farbstoff austreten; er könnte dem liquor sanguinis gleichmässiger beige-mischt werden, und diesen dadurch dunkler färben. Wir werden sehen, dass dies auch bei einigen, aber nur wenigen Gasarten geschieht; bei der  $\text{CO}_2$  ist es deshalb nicht anzunehmen, weil man nicht einsehe, wie der O einen Rücktritt des Hämatins aus dem Serum in die Blutkörperchen bewirken sollte <sup>9)</sup>. Gegen die Ansicht von Schulz und Hewsen, welche sie geradezu für luftgefüllte Bläschen ausgeben, spricht die Thatsache, dass

---

8) Froriep Notizen, Bd. XXX. Erfurt 1831. 4. Nr. 646. p. 118.

9) Henle, allgemeine Anat. 440.

in allen Blutarten die Körperchen ein bedeutendes spezifisches Gewicht besitzen und zu Boden fallen <sup>10)</sup>).

Durch physikalische Bedingungen könnte demnach, ohne chemische Wirkung auf irgend einen Theil der Blutkörperchen, die Farbveränderung hervorgebracht werden:

- 1) Durch Formveränderung und in deren Folge veränderte Strahlenbrechung.
- 2) Durch Veränderung der endosmotischen und exosmotischen Verhältnisse zwischen Zelleninhalt und Plasma.

Durch andere Gase kann dagegen auch eine chemische Veränderung hervorgebracht werden und zwar

- 1) an der Zellenmembran:

Coagulation oder Lösung derselben,

- 2) an dem Inhalt:

Coagulation oder objektive Farbenveränderung durch Absorption des Gases,

- 3) an dem Kern:

Granulation. Färbung. Lösung.

Alle diese Eingriffe in die Struktur der Blutkugeln haben nothwendig eine Farbveränderung zur Folge, die entweder in die vorangegangene Färbung wieder zurückgeführt, oder nicht mehr zurückgeführt werden kann.

Ich theile nun im Folgenden eine grössere Reihe von Experimenten mit, welche den Einfluss der Gase auf die Blutkörperchen, zunächst hier des Frosches mit jeder nur möglichen experimentellen Exaktheit nachweisen. Ich halte mich streng an die Beobachtung dessen, was ich gesehen; führe zuerst die einzelnen Erscheinungen, so wie sie eintraten auf, ohne auf die Deutung weder der einzelnen Theile der Blutkörperchen, noch auf die Deutung des jedesmaligen Vorgangs mich einzulassen. Diese wird sich aus der Zusammenstellung der Analysen der Blutkörperchen aller Thiergattungen und deren Veränderung durch Gase in der grösseren Abhandlung über diesen Gegenstand von selbst ergeben. —

---

<sup>10)</sup> Mällers Physiolog. Bd. I, p. 102. (IV. Auflage.)

Was die bisherigen Untersuchungen über die Wirkung der Gase sehr unvollständig oder vollkommen unbrauchbar machte, war der Mangel eines geeigneten Apparats, in welchem man bequem das Blut, vollständig abgesperrt von der Atmosphäre, in dem zu prüfenden Gas untersuchen konnte. Meist wurde das Blut mit der Luftart geschüttelt; dann ein Tröpfchen davon auf dem Objectglas fein vertheilt, und zugedeckt; nachdem bereits die atmosphärische Luft schon wieder ihren verändernden und modificirenden Einfluss auf die Gestalt der Körperchen geübt hatte.

Viele Versuche wurden angestellt und von den complicirtesten Apparaten, die ich hier nicht erst beschreiben will, kam ich nach einer grossen Menge von Methoden, die sich bald bei dieser, bald bei jener Gasart nicht mehr anwenden liessen, zu dem einfachen Apparat, den ich jetzt zu allen Versuchen mit der grössten Leichtigkeit benützen kann.

In der That sind auch so viele Punkte gleichzeitig zu berücksichtigen, dass allen Anforderungen in einem nicht complicirten Apparat sehr schwer entsprochen werden kann.

Der erste Punkt ist die Gewinnung einer möglichst dünnen Schicht des Blutes, die zwischen zwei luftdicht verbundenen Glasplatten im ruhenden und bewegten Zustand beobachtet werden kann.

Das zweite ist, dass das Blut vollständig abgesperrt von der Atmosphäre in dem zu untersuchenden Gas beliebig lang und mit beliebiger zeitweiser Erneuerung des Gases sich befinden kann.

Das dritte ist, die Gase nicht zu feucht, und auch nicht absolut trocken zum Blut treten zu lassen.

Viertens mussten verschiedene Gase hintereinander mit denselben Blutkügelchen in Contact gebracht werden; es durfte somit der Apparat nicht auseinander genommen, ja nicht einmal auf dem Objecttisch verrückt werden.

Es musste demnach eine grosse Beweglichkeit der einzelnen Theile des Apparats hergestellt werden, ohne die hermetische Verschlussung desselben an irgend einem Punkt aufzuheben.

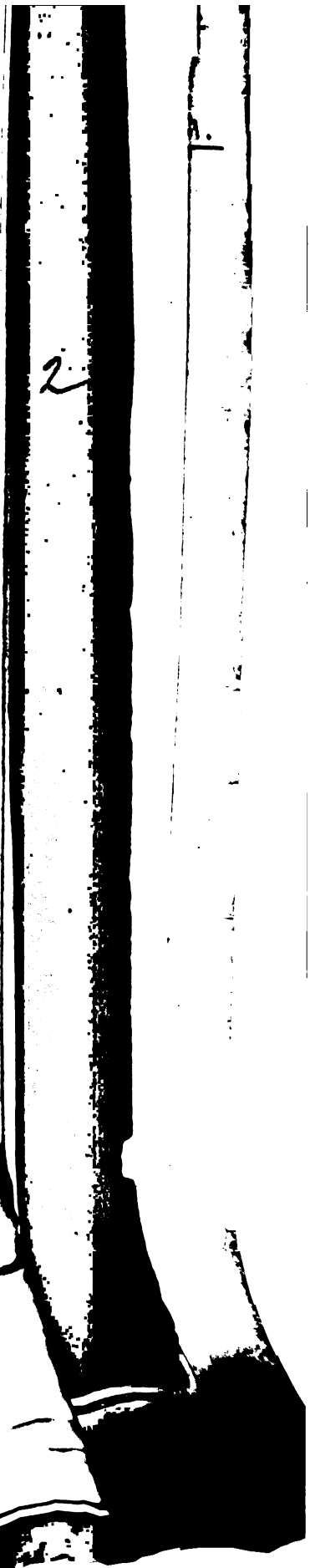
Von den vielfachen Methoden, die ich angewendet habe, erwähne ich nur 2, die am vollkommensten diese angeführten Desiderate erfüllen.

Ich beschreibe die Zusammenstellung des Apparats ganz so wie sie jedesmal bei einer neuen Versuchsreihe veranstaltet wurde.

Eine 6,5 Cent. lange 3,8 Cent. breite Glasplatte vom reinsten weissen Glas wird auf den beiden längeren Seiten mit einem Kitt, der ziemlich rasch trocknet ohne sehr spröde zu werden, 2 Millimeter hoch und 1 Cent. breit bestrichen. Der Kitt besteht aus 4 Th. Harz 1 Th. Wachs und 1 Th. gepulverter und geschlämter Kreide oder geschlämten Ziegelmehl; auf diese so vorbereitete Platte kommt eine zweite möglichst dünne ebenfalls ganz weisse Glastafel von 6 Cent. Länge und  $2\frac{1}{2}$  Cent. Breite. Diese wird auf die untere so gepresst, dass beide nur noch  $1-\frac{1}{2}$  Millim. auf der einen, und etwas über 1 Millim. auf der Andern Seite von einander entfernt sind.

Hierauf zieht man ein Glasröhrchen von 6 Cent. Länge, und 0,7 Cent. Durchmesser vor der Berzeliusischen Lampe capillär aus, doch so, dass sich das Röhrchen schnell verjüngt (Fig. 2); man erwärmt es langsam an der Stelle, wo es in den dünnen Theil ausläuft, bis es sich von selbst biegt, und nun die Spitze mit der übrigen Röhre genau einen rechten Winkel bildet (Fig. 3); die Spitze A (Fig. 3) hat eine Mündung von höchstens  $\frac{1}{2}$  Millim. Lumen.

Ein zweites Röhrchen, ebenso lang und dick wie das vorhergehende, biegt man ohne es auszuziehen in einem rechten Winkel (Fig. 4). Nun schneidet man sich zwei beiläufig 2 Cent. lange Korke, und in diese eine 1 Cent. tiefe und so breite Rinne, (Fig. 5) dass die zwei aufeinander gekitteten Glasplatten gerade hinein passen. In der Mitte der Rinne geht ein Loch durch, in welches das Ende der Röhre (Fig. 4) (4), und das Ende A der Röhre (Fig. 3) passt. Man bringt in die Rinne etwas Kitt, und setzt die Korke an die beiden noch offenen Enden der Doppelglasplatte. Dann erwärmt man die Enden jener Röhrchen etwas, und schmilzt mit ihnen Siegellak;



bringt die noch warmen Röhrchen mit jenem Siegellack-Ueberzug in die entsprechenden Löcher der Korke, und verschmiert nun die ganzen Korke mit Siegellack (Fig. 6); dann werden alle Fugen nochmal mit dem Kitt überstrichen, und zuletzt, wenn dieser trocken ist, rothes Wachs heiss gemacht, und alle verkitteten Stellen nochmal mit einem Pinsel überstrichen.

Wenn nun alles kalt geworden ist, bringt man den Apparat unter Wasser, hält das eine Röhrchen fest mit dem Finger zu, und bläst in das andere so stark man kann: treten dann nirgends Luftbläschen aus den verkitteten Stellen, so ist man versichert, dass dieser Haupttheil des Apparats luftdicht schliesst.

Solcher Apparate hatte ich 12—14 Stück vorrätig; denn da nach einem Versuch die Reinigung durch verschiedene chemische Substanzen ( $K$  oder  $CH_2 H_2$ ) und mit vielem Wasser vorgenommen werden muss, das man durch den Apparat hindurchspritzt, so dauert es immer 1—2 Tage bis alles Wasser zwischen den Platten vollkommen ausgetrocknet ist; und man ist dann im Experimentiren sehr aufgehalten, wenn man nicht mehrere trockne Apparate vorrätig hält.

Ausserdem hatte ich auch noch zu andern Versuchen Apparate mit capillaren Röhrchen gemacht, die nicht gebogen waren. — Bei einzelnen Versuchen, wo man über grössere Quantitäten Blut disponiren kann, z. B. bei Blut von Säugethieren benützte ich nun auch folgenden Apparat, der aber bei der Untersuchung des Eroschbluts nicht angewendet wurde.

Zuerst wurde an die nicht capillär ausgezogene Röhre B (Fig. 7) durch ein Cautschoucröhrchen ein kleiner luftdicht schliessender 8 Cent. langer Hahn mit Seidenschnüren angebunden. Eine andere 1 Cent. im Lumen haltende 12 Cent. lange Glasröhre wurde durch ein Cautschoucröhrchen mit dem Röhrchen A in Verbindung gebracht.

Frisches defibrinirtes Blut wurde hierauf z. B. mit  $CO_2$  Gas geschwängert, und nachdem es ganz dunkel geworden, fest verkorkt, und die verkorkte Flasche umgekehrt in Quecksilber gestellt. Dann wurde in der Retorte B  $CO_2$  aus gestos-

sener Marmor und verdünnter Salzsäure entwickelt, und durch das Gasleitungsrohr A in die Röhre D des Apparats Fig. 7 geleitet, wobei diese Röhre durch den beweglichen Kork a an der Röhre A Fig. 8 vollkommen geschlossen werden konnte. Der Hahn C Fig. 7 tauchte unter Wasser und die Glasblasen traten hier hervor und konnten in einem Probegläschen auffangen und analysirt werden. Sobald sich diese Luft vollkommen als  $\text{CO}_2$  auswies, wurde das vorher mit  $\text{CO}_2$  geschwängerte Blut in die Röhre D gegossen, so dass es bis d stand; unten in der Röhre stand es natürlich bloß bis  $\alpha$ , was zugleich ein Beweis war, dass der Apparat vollkommen schloss. Nun wurde aus der Retorte E nochmal  $\frac{1}{4}$  Stunde  $\text{CO}_2$  entwickelt, um die Einwirkung des O Gases, das beim Eingiessen des Blutes in die Röhre D statt gefunden haben könnte, vollständigst zu neutralisiren. Man öffnete hierauf behutsam den Hahn C wodurch die Blutsäule sank und ein Tröpfchen Blut durch die capilläre Mündung des Röhrchens A zwischen die Glasplatten trat. Sobald das geschehen war, wurde der Hahn c geschlossen, die Gasleitungsröhre G aus D entfernt, und D fest mit Kork und Wachs verschlossen. Durch hin und her drehen des Apparats breitete man den Tropfen zwischen den Platten aus und brachte sie dann unter das Compositum; gewöhnlich rollen dann die Blutkörperchen noch vereinzelt hin und her und können auf der Fläche oder dem Rand schwimmend beobachtet werden.

Allein bei dieser Methode sieht man nicht, wie sich allmählich die Formen der Blutkörperchen ändern; auch ist man nicht im Stand hintereinander verschiedene Gasarten einzuführen. —

Der letzte Apparat der mir nun alle Desiderate vollkommen erfüllte, und bei einigem Geschick im Experimentiren sehr leicht zu handhaben ist, besteht aus folgenden Theilen.

B A C D ist wie bei dem früheren Apparat. B steht aber durch ein Cautschoucröhrchen in luftdichtem Zusammenhang mit dem Hahn G, der an die knieförmig gebogene nach unten ausgebauchte Glasröhre F angekittet ist: diese Röhre F mündet in den einen Hals einer Woulfschen 1— $1\frac{1}{2}$  Maass haltenden Flasche, in der sich das zu untersuchende Gas befindet; dieses

2



die Röhrchen mittelst seidenen dünnen Schläuchen, die sich schnell wieder aufknüpfen lassen und am festesten halten.

Ist so der Apparat zusammengestellt, so werden die Blutkugeln unter dem Mikroskop untersucht: ihre Charaktere und Grössen genau bestimmt, und nun zuerst der Hahn G geöffnet. In dem Moment sinkt die Flüssigkeits-Säule in I etwas; nemlich so weit, als es die Comprimirbarkeit der atmosphärischen Luft im Apparat zulässt. Sinkt sie aber länger, so ist es ein Beweis, dass der Apparat irgendwo Luft durchlässt; dann schliesst man den Hahn G schnell wieder, und sucht die Stelle auf, wo eine Lücke oder eine zu lockere Ligatur sich findet und verschliesst sorgfältig; hat man von Anfang an aufmerksam überall die Röhrchen untersucht, und die Ligaturen fest genug gebunden, so ereignet es sich sehr selten, und ist mir nur am Anfang ein paar mal später nie wieder begegnet.

Bleibt die Flüssigkeits-Säule stehen, schliesst also mit andern Worten der Apparat vollkommen, so öffnet man zuerst den Hahn G, und dann den Hahn D. Je nachdem man den letzteren ganz oder nur theilweise aufmacht, hat man es in der Gewalt das Gas schneller oder langsamer zu den Blutkugeln treten zu lassen, und je nachdem man dies thut, kann man die Körperchen auf ihrer Fläche schwimmend oder rollend beobachten.

Der Grund hievon ist nemlich folgender.

Das Röhrchen A ist capillär ausgezogen: bei halb geöffnetem Hahn D tritt das Gas in einem feinen dreieckigen Strahl, (oder seitlich comprimierten Strahlenkegel) aus der Gasleitungsröhre zwischen die Glasplatten; dadurch bleiben die Körperchen ruhig oder oscilliren nur schwach hin und her. So wie aber der Hahn D ganz geöffnet wird, strömt aus der engen Mündung des Capillarröhrchens der Strom durch den Widerstand sehr verstärkt aus und erzeugt in dem Serum des Apparates Wirbel, durch welche die Blutkörperchen um ihre Axe gedreht werden.

Um nun nicht immer eines Assistenten zu bedürfen, der die Flüssigkeits-Säule in I auf ihren höchsten Stand erhält, taucht der Hals einer mit Wasser gefüllten Flasche unter das

Niveau der Flüssigkeit im Trichter K der Röhre I so wie die Flüssigkeits-Säule sinkt, kommt der Hals der Flasche R, die an einem Stativ befestigt ist, über das Niveau, und es fliesst aus ihr so lang Flüssigkeit, bis der Hals der Flasche wieder das Niveau des Wassers im Trichter erlangt hat.

So hat man Zeit, Schritt für Schritt die Veränderungen an den Blutkörperchen während des Durchströmens des Gases zu beobachten. Man unterbricht nun von Zeit zu Zeit den Strom durch Schliessen der Hähne, wobei jedesmal D zuerst, und G zuletzt geschlossen werden muss, und hat dann Musse das in der Zeit aufgesammelte Gas zu analysiren. Dann misst und zeichnet man die Blutkörperchen, notirt die Veränderungen, lässt sie 10—15 Minuten mit dem Gas in Berührung, leitet nochmal 2—3 Minuten Gas durch den Apparat, und wartet nochmal  $\frac{1}{2}$  Stunde die letzten Veränderungen ab; meist treten nach  $\frac{3}{4}$  Stunden keine Veränderungen in derselben Gasart mehr ein.

Ist so der eine Versuch vollendet, so öffnet man die Ligatur der Cautschoucöhre, die B, und den Hahn G mit einander verbunden, nimmt diese Woulfscche Flasche weg, und setzt eine andere mit der 2ten Gasart gefüllte an deren Stelle und operirt nun wie vorhin.

Hat man keine sehr grossen Quantitäten Quecksilber und operirt mit Gasen die von Mr. oder Wasser absorbirt werden, die also nicht ohne grosse Verluste vorher dargestellt werden können, so müssen diese Gase unmittelbar am Apparat selbst entwickelt werden, worüber ich bei den einzelnen hieher gehörigen Gasen handeln werde.

Diese Apparate deren Anwendung Dr. v. Bibra öfter mit angesehen, und für vollständig alle hier in Betracht kommende Desiderate erfüllend anerkannt hat, gelangen mir endlich in dieser Form herzustellen nur durch die ausdauernde Mithilfe meines verehrten Freundes Dr. Schmidt in Nürnberg der mir bei allen den hier zu überwindenden Schwierigkeiten und oft zeitraubenden Vorbereitungen und Zusammenstellungen der einzelnen Theile des Apparats unermüdlich zur Hand gieng. —

Ich beginne nun mit der Aufzählung der Experimente an den Blutkörperchen von

*Rana temporaria*

so wie sie im Protokoll auf einander folgen, und werde zuletzt übersichtlich die verschieden gewonnenen Resultate zusammenstellen und die Schlüsse ziehen, so weit sie für diese Blutart sich herausstellten. —

**I. Reihe.**

**1) Anwendung von reinem Sauerstoff.**

(Anmerk. Das O Gas wurde bei allen Versuchen aus chlorsau-  
rem Kali gewonnen.)

Die äusseren Contouren sind sehr dunkel und scharf; die innre helle Parthie (entsprechend der Convexität des Scheibchens) nicht sehr hell hervorstechend; sie hat ganz blasse undeutliche Umrisse, auch erscheint die ganze Zellenmembran wie fein überstäubt (granulirt). Die äussere Form ist länglich oval mit stumpfen Polen. (I. A B.)

Grössen - Verhältniss 11).

Länge	Breite
0,0110	0,007
0,0110	0,009
0,0118	0,009
0,011	0,007
0,0118	0,009
0,0125	0,009
0,0110	0,009
0,0130	0,009
0,0118	0,009
0,011	0,009

Durchschnittszahlen

0,0112	0,0079
--------	--------

11) Die Messungen wurden so vorgenommen, dass entweder die-  
selben unter dem Mikrometer gelegnen Körperchen vor und

2) Anwendung von Kohlensäure (Fig. I. CD): Die äussere Form ändert sich nicht; dagegen verschwindet die Granulation; der helle Mittelpunkt tritt scharf hervor, ist dunkel contourirt, und entweder parallel der äussern Umgrenzung, also länglich rund, oder vollkommen rund. Auf dem Rand stehend zeigen sie eine in der Mitte stark hervorragende Convexität, die nicht in der Mitte scharf abgeschnitten aufhört, sondern allmählich in die Gegend der Pole übergeht.

Grössen - Verhältnisse.

Länge	Breite
0,013	0,011
0,013	0,011
0,013	0,011
0,013	0,009
0,013	0,009
0,013	0,009
0,015	0,009
0,015	0,009
0,015	0,009
0,0130	0,0106
0,0130	0,0106
0,0146	0,0110

---

0,0146                      0,0093 Durchschnitt.

Nro. 1 nach  $\frac{1}{2}$  stündiger, Nr. 2 nach 1 stündiger Einwirkung des Gases. —

Um nun die Einwirkung des Wasserstoffgases zu beobachten, welches bekanntlich ebenfalls wie die  $\text{CO}_2$  das Blut dunkel färbt, musste vorher wieder  $\text{O}$  Gas durchgeleitet werden,

---

nach dem einzelnen Versuch gemessen wurden, oder wenn diese aus dem Gesichtsfeld bewegt waren, die nachrückenden, wie sie eben unter dem Okularmikrometer lagen; in den günstigsten Fällen wurden vereinzelte Körperchen, deren Lage sich nicht verändert hatte, vor und nach der Gaseinleitung gemessen.

da zu vermuthen war, dass die Formveränderung hier eine ähnliche seyn würde wie bei Anwendung von  $\text{CO}_2$ . Bei der Reduktion der Körperchen durch O Gas ergaben sich aber folgende eigenthümliche Verhältnisse.

3) Anwendung von Sauerstoffgas. (Fig. I. EF). Im Moment, in dem das Gas eintrat, wurden die meisten Körperchen rund; der Mittelpunkt ebenfalls; die äussern Contouren blieben noch scharf, allein die Zellennembran bildete sehr dünne (bedeutend tiefe) schattige Falten (E). Nach längerer Einwirkung verschwanden die ersten 4—6 grössern Falten, die gegen den Mittelpunkt hin radienförmig zusammenliefen, und machten einer grossen Anzahl viel kleinerer Platz, F, die sich schnell so vermehrten, dass das ganze Körperchen wieder ganz fein granulirt erschien; dabei hatte es seine ovale Form mehr gewonnen, die Mitte erschien wieder weniger scharf markirt, kaum angedeutet, und das ganze Volum des Körperchens war reducirt. Denn die Grössen-Verhältnisse waren folgende:

Länge	Breite
0,013	0,009
0,013	0,009
0,013	0,011
0,013	0,011
0,0126	0,009
0,011	0,009
0,011	0,009
0,011	0,009
0,011	0,0086
0,011	0,0086
0,009	0,009

0,0118                      0,009 Durchschnitt.

4) Anwendung von Wasserstoffgas. Fig. I. G—H. Im Anfang traten die Falten wieder sehr stark hervor (G), waren aber nach  $\frac{1}{2}$  Stunde fast alle vollkommen verschwunden (H) die Membran war glatt. Einzelne hatten eine raute förmige Gestalt bekommen (J), viele waren oval mit spitzen Polen; wenige

mit stumpfen, fast keine runden. Die noch Falten hatten waren die kleinsten.

Größen-Verhältniss			
der faltigen		der glatten	
Länge	Breite	Länge	Breite
0,0118	0,011	0,013	0,011
0,0118	0,009	0,013	0,011
		0,013	0,011
		0,013	0,010

0,0118 Breite      0,0098 Länge im Mittel.

3) Anwendung von Schwefelwasserstoffgas. Fig. I. K—M. Gleich bei den ersten Gasblasen treten Falten und Granulationen (K) sehr stark hervor; die Contouren erscheinen nicht mehr scharf, sondern gezackt. Es zeigen sich viele schwarze Pünktchen auf der Membran; die spitzen Pole haben sich abgestumpft. Dabei wird die Mitte undeutlicher; die Granulation schreitet von der Mitte gegen den schneller werdenden endlich verschwindenden Rand fort; zuletzt sind alle Falten fort, und um ein helles kreisförmiges Pünktchen liegt eine Scheibe kleiner halbdunkler Körnchen, die Membran des ehemaligen Blutkörperchens, das jetzt ganz zerstört ist.

## II. Reihe.

Frische Blutkörperchen mit Wasserstoffgas behandelt. Fig. I. GHJ. Die vorher kaum erkennbare Mitte erschien sehr bald als ein hervorstechend scharf umschriebenes Pünktchen, während die Zellenmembran Falten bildet, die jedoch sehr bald wieder verschwinden. Die äussern Contouren zeigten sich sehr dunkel; die Pole spitzten sich bedeutend zu, nur die allerwenigsten wurden rund. Nach einiger Zeit waren die Falten ganz verschwunden und die Körperchen maassen:



Länge	Breite
0,0138	0,0090
0,0130	0,0090
0,0130	0,0090
0,0130	0,0090
0,0130	0,0098
0,0138	0,0098
0,0132	0,0091 Durchschnitt.

### III. Reihe.

Frisches Blut, dessen Körperchen länglich rund und scharf conturirt waren, und eine Durchschnitts-Länge von 0,0130<sup>m</sup>, und Durchschnitts-Breite von 0,009<sup>m</sup> besaßen, bei welchen ferner die Mitte nicht scharf markirt und mehr länglich als rund erschien, wurde zuerst nach der letzt angegebenen Methode mit

#### Stickstoff (N)

behandelt. Dieses Gas wurde dadurch rein dargestellt, dass atmosphärische Luft lange mit Schwefelkalium geschüttelt, und das noch etwa vorhandne Schwefelwasserstoff und Kohlensäure-Gas durch Schütteln mit frisch bereiteter Kalkmilch entfernt wurde.

N Gas wurde sehr lange durch den Apparat geleitet, und blieb, nachdem es bereits ganz rein aus dem Hahn D austrat, über  $\frac{1}{2}$  Stunde mit dem Blut in Berührung; allein es konnten, also beiläufig im Verlauf einer Stunde, durchaus keine Spuren einer Veränderung weder in Form noch Grösse nachgewiesen werden. Dieselbe unbestimmt markirte längliche Mitte, dieselben stumpfen Pole: Keine Falten oder Granulirung der Membran. Hierauf wurde

#### Kohlensäure

über die Körperchen geleitet; sogleich trat die Mitte als sehr heller scharf markirter vollkommen runder Punkt hervor. Faltenbildung war bei vielen, jedoch nicht bei allen Blutkörperchen wahrzunehmen. Die Pole waren aber sehr abgestumpft,

so dass die Körperchen fast rund erschienen. Auf dem Rand stehend zeigte sich die Mitte stark convex III. A; die Entfernung der parallelen Parthien der Scheibe sehr schmal; die Dicke der Membran selbst auffallend vergrössert, auf der Fläche schwimmend maassen sie:

Länge	Breite
0,015	0,0110
0,015	0,0118
0,013	0,009
0,0138	0,0098
0,013	0,011
0,013	0,013
0,011	0,011

---

0,0136      0,011 Durchschnitt.

#### IV. Reihe.

Das Serum von frischem Froschblut enthielt Körperchen, welche ziemlich dunkle, scharfe äussere Contouren besaßen, deren Mitte dagegen wieder weniger markirt erschien; zwischen Centrum und Peripherie war die Membran etwas dunkel wie ganz fein granulirt.

#### Grössen - Verhältnisse.

Länge	Breite
0,013	0,009
0,0138	0,009
0,0138	0,009
0,011	0,011
0,013	0,009
0,013	0,009

---

0,011      0,0092 Durchschnitt.

1) Durchleitung von Kohlensäure ( $\text{CO}_2$ ) liess sehr bald die Mitte als einen hellen scharfen und dunkel umgrenzten Punkt erscheinen. Vollkommen rund waren wenige geworden; alle hatten aber sehr stumpfe Pole, nur bei vereinzelt waren sie spitz.

## Größen - Verhältnisse.

## Die Mitte (Kern.)

Länge	Breite	Länge	Breite	Farbring
0,015	0,011	0,004	0,002	0,0028
0,015	0,011	0,004	0,0028	0,004
0,011	0,011	0,004	0,0028	0,004
0,013	0,0098	0,004	0,0028	0,002
0,013	0,011	0,004	0,0028	0,0028
0,013	0,0098	0,004	0,0028	0,0028
0,015	0,011	0,004	0,0028	0,0028
0,013	0,011			
0,0138	0,009			
Durchschnitt.				

2) Neue Zuleitung von Sauerstoffgas (O) erzeugte diesmal fast in keinem Körperchen Faltenbildung; sehr viele waren rund; der vorhin so markierte Fleck wird in seinen Unrissen ganz undeutlich, und zwar am meisten bei denen, deren Durchmesser am meisten abgenommen haben. Um den mittleren hellen Fleck ist die Membran wieder dunkel wie fein granuliert; und dieser dunkle Hof ist bis ganz nah an die Peripherie vorgeschritten, so dass der helle Ring um die Mitte überall weniger beträgt als 0,0025'''.

## Größen - Verhältnisse der Körperchen.

Länge	Breite
0,011	0,009
0,011	0,009
0,011	0,011
0,011	0,011
0,0118	0,009
0,0118	0,009
0,011	0,0098
0,013	0,009
0,011	0,009
0,013	0,009
0,011	0,009
0,011	0,009
0,0113	0,0091 Durchschnitt.

3) Abermalige Zuleitung von Kohlensäure lässt jetzt die Körperchen saturirt gelb erscheinen IV. A; hauptsächlich die Mitte, welche zugleich fein granulirt ist. Die Membran wird dann glashell ohne alle Falten, sehr sphärisch, äusserst zart. Vorher wurde über die Körperchen Luft aus der Lunge getrieben, wobei Falten entstanden waren. Die Mitte ist sehr dunkel contourirt, unregelmässig länglich rund. Viele zeigen auf dem Rand stehend eine Leierform.

Im Durchschnitt maassen sie 0,0138 Länge und 0,011 Breite.

4) Zuletzt wurde noch ein Versuch mit Stickoxydul  $N_2O$  angestellt, auf den ich weniger Gewicht lege, da ich nicht ganz sicher bin, ob das Gas chemisch rein war; es wurde durch Erhitzen von salpetersaurem Ammoniak gewonnen, wobei sich Spuren weisser Dämpfe entwickelten, die sorgfältig zu vermeiden sind. Kaum war dieses Gas in den Apparat getreten, so war die Hülle fast spurlos verschwunden. Das Innere (die Kerne) waren scharf markirt, unregelmässig deutlich umgrenzt; ihre gelbe Farbe haben sie verloren, sie sind vollkommen Farblos. IV. C.

#### V. Reihe.

Diese Zerstörung der Blutkörperchen, welche in dem Fall des Stickoxydulgas offenbar hervorgebracht hat, liess mich vermuthen, dass es mit Salpetergas oder Ammoniak verunreinigt gewesen sey; allein als nachträglich das Gas analysirt wurde, fand sich von beiden keine Spur.

Woher also diese Vernichtung der Körperchen durch  $N_2O$  da sich in allen andern Beziehungen, wenn nemlich nicht  $CO_2$  vorher eingewirkt hat, dieses Gas sich ebenso verhält wie  $O$  Gas; nur eine etwas mehr purpurrothe Farbe hervorruft, so versuchte ich den Einfluss zu ermitteln, den  $CO_2$  und  $O$  Gas auf die Blutkörperchen ausüben, wenn sie schnell hintereinander über sie geleitet werden, oder um es auf die verschiedenen Gasprovinzen des Körpers anzuwenden, wenn die Blutkörperchen abwechselnd durch die grosse und kleine Blut-

bahn sich bewegen. Zu diesen Zweck construirte ich folgenden Apparat.

Zwei Woulfische Flaschen A und B waren durch Blechreife H und H' fest miteinander verbunden; in der Flasche A befand sich O Gas; in der Flasche B  $\text{CO}_2$ . Der Hahn C der Flasche A mündete hinter dem Hahn C' der Flasche B bei E in die absteigende Röhre D, die dann mit dem Rohr K des Apparates F G durch ein Kantschouc-Röhrchen verbunden war. Durch das abwechselnde Oeffnen des einen oder andern Hahns konnte nun bald O bald  $\text{CO}_2$  durch F geleitet werden, ohne dass der Apparat weiter auseinander genommen wurde.

Es wurde nun immer das eine Gas so lange durchgeleitet, bis die durch die vorigen Versuche ermittelten Veränderungen eingetreten waren. Nachdem beiläufig zum 9ten oder 10ten Mal O Gas durchstrich, entstand in den wenigsten mehr die Veränderung; eine Abnahme des Einflusses war schon beim 6ten oder 7ten mal bemerkbar. Jetzt aber wurden die Membranen ganz durchsichtig, kaum mehr zu entdecken; die äussere Contour nicht mehr regelmässig und scharf, und als zum 10ten mal  $\text{CO}_2$  eingeleitet wurde, waren die Hüllen der eben besprochenen Körperchen spurlos verschwunden; nur kleine Scheibchen blasser Kerne lagen hie und da um einen solchen hellen Kern, ganz so wie bei der Einwirkung des  $\text{SH}_2$  Gases. Ich liess die Gase immer ganz langsam eintreten, so dass ich stets dieselben Blutkörperchen im Aug behalten konnte. —

## VI. Reihe.

Vor dem Versuch waren die Blutkörperchen länglich oval mit stumpfen Polen, die Mitte ebenso länglich; nicht scharf markirt von einem dunkleren Hof umgeben.

1) Anwendung von Wasserstoff Gas (H) erzeugte hie und da Falten; am einen Pol spitzen sich die meisten zu, während jetzt die Mitte scharf hervortritt, und zwar am meisten, wo sie rund, weniger wo sie länglich erscheint.

2) Anwendung von  $\text{CO}_2$  Gas erzeugt an einzelnen früher nicht gefalteten sehr tiefe Falten, die jedoch in kurzer Zeit

verschwanden. Zwischen Mitte und Peripherie wird die Membran ganz glatt; viele werden rund, die Mitte scharf markirt und die Farbe des ganzen Körperchens saturirt gelb;  $\frac{1}{2}$  aller Körperchen ist ganz rund, an den ovalen sind die Pole sehr stumpf geworden. —

3) Anwendung von O Gas verwandelt die runden wieder in länglich ovale Körperchen mit nicht mehr spitzigen Polen. Auf 15—20 ovale kamen 1—3 runde. Die Mitte ist wieder sehr schwach markirt; der dunklere Hof um dieselbe hat sich sehr entwickelt, und zwar wieder augenscheinlich aus sich vielfältigenden Fakten.

Die Abnahme der Durchmesser wie in den früheren Versuchen. —

## VII. Reihe.

Ehe ich zu den anderen Gasen übergehe, und die Wirkung derselben auf die Blutkörperchen des Frosches darstelle, schalte ich hier eine Reihe von Versuchen an den Blutkörperchen von *Salamandra cristata* ein; welche für Faltenbildung von grossem Interesse sind, und dieses ganze Phänomen klar übersehen lassen; da ich bei den Blutkörperchen des Frosches niemals so allmählich und von Stufe zu Stufe die Veränderungen verfolgen konnte wie in diesem Fall.

Vor dem Versuch waren alle Körperchen rnzlich ungestaltet ohne unterscheidbare Mitte (Kern) (VII A).

Um 5 Uhr 3 Minuten wurde CO<sub>2</sub> über sie geleitet.

5 Uhr 7 Minut. Die Mitte wird etwas deutlicher; Einzelne zeigen mehr regelmässige äussere Contouren VII B.

5 Uhr 11 Minut. In den meisten ist der Kern jetzt markirt; fast überall noch länglich, und steht oft in der Queraxe des Körperchens; bei einzelnen ist er jedoch bereits rund. Die Ränder der Zellen erscheinen wie angefressen. Hier zeigt sich jedoch gerade an den unregelmässigen gezackten Stellen wie ein Käppchen (VII C) ein durchsichtiger schwer in den Focus zu stellender Theil der Membran, auf dem einzelne dunkle Pünkt-



chen aufsitzen. Bei den fast regelmässigen ist noch die ganze Circumferenz wie mit einem Rosenkranz umgeben. VII D.

5 Uhr 25 Minut. Fast alle sind jetzt regelmässig mit glatten, scharfen, dunklen, beinahe kreisförmigen Contouren E. In der Mitte tritt ein heller runder Punkt scharf hervor; noch öfter ein heller länglich runder Fleck, parallel oder im rechten Winkel mit der Längsaxe des Körperchens. In der Regel steht er nicht in der Mitte, sondern dem einen oder andern Pol näher.

5 Uhr 40 Minut. Nun sind alle scharf und äusserst dunkel contourirt; zur Hälfte rund, zur Hälfte oval und messen jetzt:

Länge	Breite
0,013	0,013
0,013	0,013
0,013	0,013
0,013	0,013
0,013	0,011
0,011	0,011
0,011	0,011
0,013	0,013
0,0118	0,0117 Durchschnitt.

Sauerstoffgas erzeugte nun an denselben Blutkörperchen gleich im ersten Moment tiefe Falten; gezackte Ränder; dabei wird der Kern ganz undeutlich, oft waren die Falten wie Zonen um die Fläche der Körperchen gestellt (VII F) oft durchkreuzten sie sich manchfaltig (F) der Kern war bald verschwunden, oder kaum sichtbar und dann länglich. Die runde Gestalt der Körperchen ist weg; sie sind ganz oval. Zuletzt werden die Ränder wieder sehr zackig (H), doch nicht so unregelmässig wie vor der Behandlung mit  $\text{CO}_2$ ; die noch regelmässigen massen jetzt:

Länge	Breite
0,013	0,009

0,013	0,009
0,013	0,011
0,013	0,0075
0,013	0,009
0,013	0,009
0,013	0,011
0,015	0,009
0,015	0,011
0,0115	0,011
<hr/>	
0,0131	0,0113 Durchschnitt.

### VIII. Reihe.

Wurde über frisches Blut von *rana tempor.* dessen Blutkörperchen im Durchschnitt 0,013<sup>mm</sup> lang und 0,009<sup>mm</sup> breit waren, Chlorgas geleitet, so zeigte sich so schnell, wie kaum bei einer andern Gasart, die Veränderung, die in einem Verkleinern der Körperchen nach allen Durchmessern bestand. Sie wurden nemlich im Maximum 0,009<sup>mm</sup> lang und 0,007<sup>mm</sup> breit VIII A. Die Contouren des innern länglichen Flecks, so wie die äussern waren sehr dunkel, scharf markirt B, in der äussern zeigte sich nach innen 2 oft 3 concentrische Ringe (C): also Verdichtung und Faltenbildung der Membran; jedoch in ganz anderer Richtung als bei Anwendung von CO<sub>2</sub> z. B., wo die Falten radienförmig von der Mitte aus liefen. Hier waren sie parallel mit der äussern Contour gleichsam Längskreise darstellend. —

Bei weiterer Einwirkung entstand in dem Fleck ein helleres Pünktchen B, dann 2 endlich mehr D, so dass die Mitte wie von einem Rosenkranz solcher Pünktchen umgeben war F. Die Membran zwischen Mitte und Peripherie erschien dunkler als die Mitte selbst. Endlich hatte sich der mittlere Fleck in 2—3 kleine helle Pünktchen aufgelöst E. Die äusseren Contouren waren ganz unregelmässig geworden und stellten alle möglichen Figuren dar.

## IX. Reihe.

## Untersuchung der Blutkörperchen im luftleeren Raum.

Der Apparat, in dem die Luft verdünnt wird, ist ähnlich wie die früher angewendeten: nemlich ebenfalls zwei aufeinander gekittete Glasplatten, in welche auf der einen Seite ein gerades Glasröhrchen mündet, während die gegenüberstehende Seite ebenfalls luftdicht verschlossen ist. In das Glasröhrchen wird mit einem Kork luftdicht eine Canüle A mit dem Hahn B eingesetzt. Die Arme der Canüle CC werden unbeweglich durch eine passende Vorrichtung am Tisch durch Schrauben etc. fixirt, und in die Mündung D der Canüle eine Handluftpumpe eingeführt. Ehe man die Canüle in das Glasröhrchen einsetzt, kommen einige Tropfen Serum mit suspendirten Blutkörperchen in den Apparat.

Vor dem Versuch zeigten die Blutkugeln die gewöhnliche Beschaffenheit. Die Mitte war undeutlich markirt; die äussere Contour sehr scharf, nicht sehr dunkel; die Membran ganz glatt und ohne Falten.

Schon der erste Pumpenzug brachte auffallende Veränderungen hervor, die freilich um so deutlicher wurden, je leerer der Raum zwischen den Platten wurde. Augenblicklich nämlich traten radial stehende Falten auf; die Mitte trat scharf markirt hervor A; Messungen wurden diesmal versäumt zu machen. Nach einiger Zeit waren die Ränder mit Pünktchen umsäumt, wie mit einem Rosenkranz umgeben B. Als der Hahn B geöffnet wurde, strömte die atmosphärische Luft mit Zischen ein, und sehr bald verschwand die unebene körnige Contour; die Membran wurde wieder ganz glatt, die Mitte schwerer kenntlich.

So habe ich ein und dasselbe Blutkörperchen 4mal abwechselnd seine Gestalt durch Auspumpen und Einlassen der atmosphärischen Luft verändert und jedesmal genau dieselben Resultate erhalten. —

### X. Reihe.

Friaches Froschblut enthielt Körperchen mit den gewöhnlichen jetzt schon oft beschriebenen Charakteren.

Die grössten maassen 0,015 Länge 0,011 Breite.

Die kleinsten maassen 0,013 Länge 0,009 Breite.

Die Mehrzahl maassen 0,013 Länge 0,011 Breite.

1) Zugeleitete  $\text{CO}_2$  erzeugte wieder jenes starke Hervortreten der Mitte mit dunklen Contouren bedeutende und häufige Faltenbildung A. Bei Lampenlicht zeigte sich zwischen Mitte und Peripherie so wie an den Falten intensiv rothe Färbung, die Mitte blieb hell und farblos.

2) Zugeleitetes  $\text{H}$  Gas rief äusserst scharfe dunkle Contouren, ebenso concentrische innere hervor, die von der Mitte noch etwas abstanden. Nachdem das Gas  $\frac{1}{2}$  Stunde eingewirkt hatte, wurden die äussersten Contouren etwas blasser; die innern verschwanden ganz; ebenso die Falten, und die Mitte war bei den wenigsten erkennbar D. Sie blieben bei Drehung der Mikrometerschraube auffallend lang im Focus; waren also sehr sphärisch geworden; auf dem Rand sah ich diesmal keine stehen. Zugleich war die vorhin bemerkte Röthe bei demselben Lampenlicht verschwunden; sie waren ganz blass und glichen Oeltröpfchen E; es fanden sich viele runde; die Pole waren sehr stumpf bei der Minderzahl etwas spitzig.

Die Mehrzahl hatte 0,013 Länge 0,011 Breite.

### XI. Reihe.

Anwendung von Joddämpfen (J). Diese mussten natürlich unmittelbar vor dem Apparat entwickelt werden; durften sich nicht vor ihrer Einwirkung auf die Blutkörperchen condensirt haben und doch nicht zu heiss auf dieselben treffen. Dies erforderte wieder eine neue Zusammenstellung des Apparats, der auf folgende Weise construirt war.

An dem gewöhnlichen Plattenpaar war vorn statt der knieförmig gebognen Capillarröhre eine gerade befestigt; ihr entgegengesetzt befand sich die gewöhnliche gekrümmte Röhre mit dem Hahn.

An dem capillär ausgezogenen Rührchen war mit Cautschouc ein 30 Cent. langes Glasrohr befestigt (B) in das die kleine Retorte A mit Jod versehen, fest eingesteckt und mit Wasser Blase befestigt war. Die ganze Röhre B befand sich in einer Blechrinne C. Die mit 28° Reaum. warmen Sand erfüllt war, mit dem die Glasröhre auch ganz zugedeckt wurde. Ebenso lag unter und auf dem Plattenapparat D so hoch temperirter Sand. Die Joddämpfe, die durch Erhitzen der Retorte mittelst einer Spirituslampe entwickelt wurden, condensirten sich erst im Rührchen E.

Die Wirkung der Joddämpfe, die möglichst langsam entwickelt wurden, waren folgendes.

Die Mitte trat als heller farbloser Fleck scharf contouirt hervor XI. A. Zwischen ihm und der Peripherie erzeugte das J eine stark Gelbe ins orangefarbne spielende Tingirung. Viele Körperchen spitzten sich dabei an den Polen zu, wobei auch die äussern Contouren sehr scharf und dunkel wurden. Dann aber färbte sich die Mitte sehr dunkel braungelb B und es entstanden viele radiale Falten. Die Mitte (Kern) war meist länglich, selten ganz rund. Nach  $\frac{1}{2}$  Stündigen Einwirkung blieb die Mitte immer noch am dunkelsten; eine Formveränderung etwa wie durch Cl war durchaus nicht nachzuweisen. Nach einer Stunde war nun jedes Blutkörperchen ein kleinerer oder grösserer Halo (D—H) gebildet, der wie eine Fettkugel nur mit blasseren Contouren aussah und im entwickelsten Zustand einen Durchmesser von 0,059 hatte. Man sah deutlich die Entstehung dieses Hofes: zuerst nämlich umgab er mit einer schwachschwefelgelben Färbung in einer Distanz von 0,004" das Körperchen (C), dann wuchs er schnell, wobei die nächste Umgebung des Körperchens sich tiefer gelb färbte; im Halo selbst war eine Menge kleiner unter 0,001 grosser blasser Körnchen (D) zu sehen, die man nicht mehr in den Fällen sah, wo der Halo die grösste Ausdehnung erlangt hatte. Oft waren 2 Körperchen in einem solchen Halo (X) und nahmen dann nicht in der Mitte, sondern an einer excentrischen Stelle ihren Platz ein. Die Halonen waren fast immer kreis-



rund, und wenn auch nicht dunkel, doch scharf umschrieben. Auffallend war es, dass auch Faserstoffschollen mit ähnlichen Halonen umgeben waren, deren Contouren jederzeit parallel mit den Contouren der ersteren waren (E), also oft gezackt erschienen. Ich vermuthete, dass Eiweiss in der Umgebung dieser Körperchen niedergeschlagen worden sey; allein dagegen sprach der merkwürdige Einfluss der  $\text{CO}_2$ , die jetzt über die Blutkörperchen geleitet wurde. Gleich bei den ersten Gasblasen die durch den Apparat giengen, verschwanden die Halonen gänzlich; die dunkelgelbe Färbung der Blutkörperchen wurde aber durch dieses Gas nicht aufgehoben.

Als nun Wasser zu den Blutkörperchen gebracht wurde, traten sogleich die Halonen wieder hervor, aber jetzt nicht mit jenen glatten zarten Contouren, sondern mit dunklen scharfen gezackten Umrissen (H). Nur in sehr wenig Fällen war der Halo kreisrund.

## XII. Reihe.

### Auwendung von selbstentzündlichem Phosphorwasserstoffgas ( $\text{PH}_3$ ).

Die Gasentwicklung geschah durch Kochen von kleinen Phosphorstücken in concentrirter Kalilauge. Da man bekanntlich dieses Gas weder unter Wasser noch Quecksilber lang aufbewahrt erhalten kann, so kam es hier wieder darauf an, dasselbe frisch bereitet durch den Apparat E zu leiten. Dabei sind aber verschiedene Vorsichtsmaassregeln nicht ausser Acht zu lassen. Erstens nämlich werden durch das Kochen der Kalisolution Wasserdämpfe entwickelt, welche von dem Blnt fern zu halten sind; das wird dadurch bewirkt, dass dieselben in der kalt gehaltenen Vorlage B, die in einem Gefäss H mit eiskaltem Wasser steht, condensirt und von Chlorecalcium Stücken absorbirt werden. Dann geht das ziemlich wasserfreie Gas durch die im stumpfen Winkel gebogene Röhre C, die mit D in Verbindung durch Kautschouc steht; und von da durch den Apparat E; und tritt bei F unter Quecksilber aus. Es muss aber hier Quecksilber vorgelegt seyn, weil Wasser bei

der Gasentwicklung, der stossweise immer eine Condensation der Luft vorausgeht, zu leicht in den Apparat zurücktritt, was mir auch im Anfang mehrmal begegnete. Zuerst erhitzt man dann die Mischung in der Retorte A auf dem Wasserbad, um die atmosphärische Luft von der Gasentwicklung auszutreiben, und dem Explodiren des Gases vorzubeugen, dann nimmt man das Wasserbad weg und erhitzt sie über einer Spirituslampe.

Im Moment der Einleitung des Gases in den Apparat wurden die Blutkörperchen saturirt gelb, XII. A. Die Mitte ist ganz unsichtbar. Die meisten spitzen sich an den Polen zu, und sehr viele klappen (B C) sich zusammen, wie bei der Behandlung der Blutkörperchen mit Oel.

Nun wurde  $\text{CO}_2$  Gas eingeleitet. Sogleich wurden sie vollkommen farblos; nur die jetzt dunkel contourirte scharf Mitte ist noch etwas gelb D. Sie klappen sich wieder auf, werden oft rund, häufig stumpfpolig, doch bleiben auch viele an den Polen zugespitzt.

### XIII. Reihe.

Zu frischem Froschblut wurde schweflige Säure ( $\text{SO}_2$ ) geleitet. Das Blut färbte sich sogleich braunschwarz. Die Blutkörperchen wurden zuerst sehr blass, und ausgedehnt (C). Die Mitte trat stark hervor; es dauerte aber nicht lange, so schrumpften die Körperchen sehr ein, wurden meist rund; mit sehr dunklen doppelten Contouren, deren Zwischenraum hell war A.B. Zwischen Mitte und innerem Centrum entstand eine sehr starke Trübung, die gegen den hellen Mittelpunkt bedeutend abstach. Das Albumin des Serums war in feinen Körnchen granulirt und erschwerte das Messen ausserordentlich; wo es möglich war, betrug die Länge 0,041, die Breite 0,009.

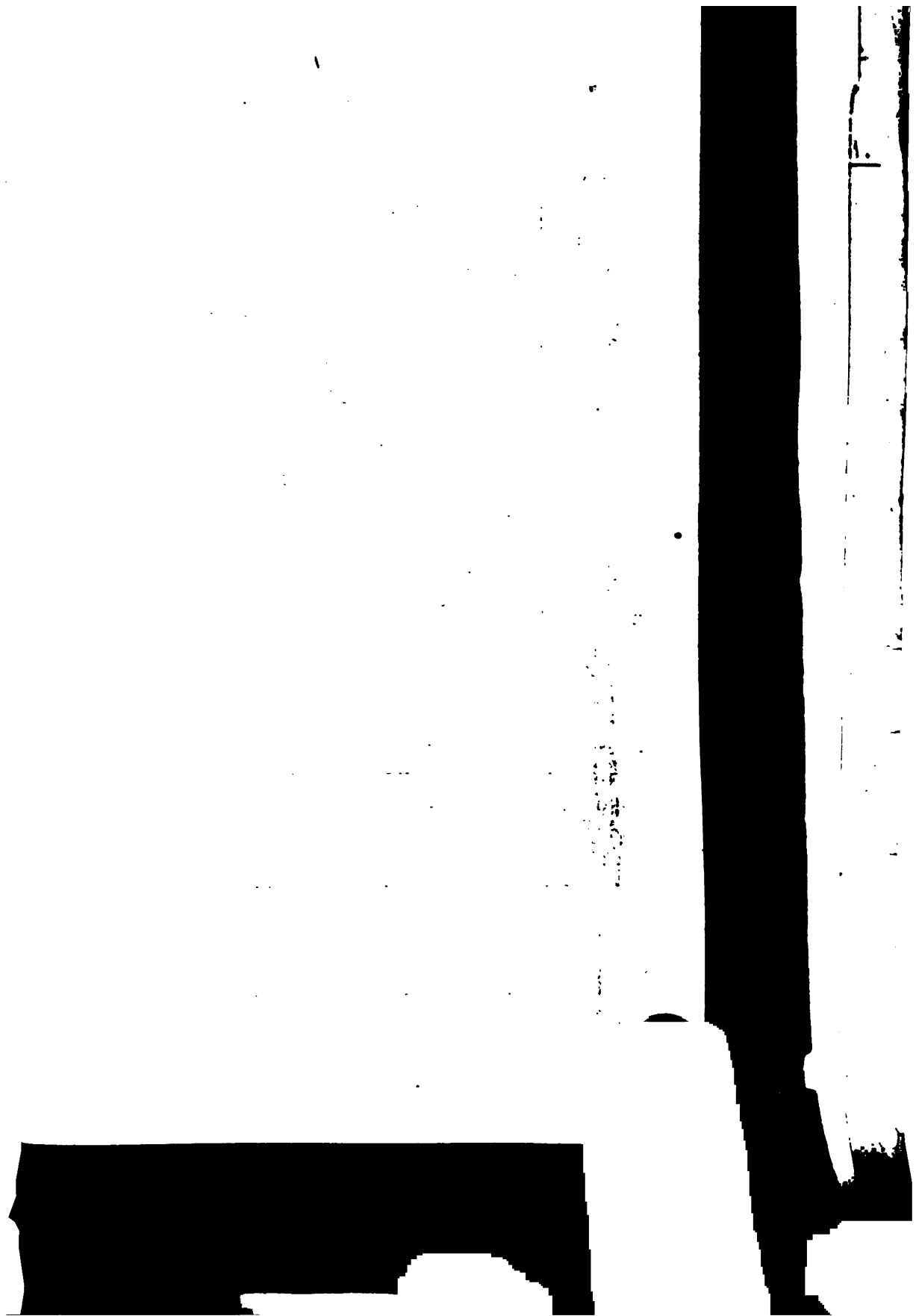
Bei Zutritt von Wasser, welches bekanntlich das  $\text{SO}_2$  Gas sehr begierig absorbirt, blieb im Anfang noch die doppelte Contour, dann wurde die innere immer blässer; endlich auch die äussere. Die Körperchen dehnten sich stark aus, so dass ihre Länge 0,015, ihre Breite 0,011 betrug; zuletzt sah man deutlich die excentrischen Kerne am Rand der vollkommenen



ersten Einwirkung, so war bei der grössten Masse der Längendurchmesser 0,009, der Breiten-Durchmesser 0,007, so wie sich aber der Ring um die Mitte aufklärt, der Kern scharf hervortritt, betrug die Länge 0,011, die Breite 0,009.

Als nun  $\text{CO}_2$  Gas zugeleitet wurde, wurden auf der Stelle die äussern Contouren, und die ganze Zellenmembran auffallend blass (C), die doppelte Contour verschwunden, der Kern scharf und dunkel umschrieben zu sehen; dann bildeten sich in der Membran 3—4 Reihen concentrisch um den Kern gelagerter Ringe aus kleinen nicht über 0,001<sup>m</sup> messenden hellen Körnchen (D), die äussern Contouren waren noch nicht ganz scharf, nach  $\frac{1}{4}$  Stunde sah man die kleinen Körnchen nicht mehr; aber die Membran war noch wie matt geschliffenes Glas (E), die äussern Contouren scharf linig oval mit stumpfen Polen, und die Körperchen hatten jetzt eine Länge von 0,015<sup>m</sup> und eine Breite von 0,011<sup>m</sup>. —

Die Farbe des ganzen Bluts war jetzt nicht dunkelroth, sondern schmutzig gelbroth.



**Tabellarische Zusammenstellung  
der mikroskopischen Analyse der Blutkörperchen von rana temporaria.**

Gase	Größen- Länge	Verhältnisse Breite	Form der äussern Contoure	Struktur der Mem- bran	länglich rund und Form	Kern Farbe	Inhalt
O	0,011	0,009	dunkel mit nicht spitzigen Polen oval	ganz fein granulirt	länglich rund und	undeutlich	blassgelblich
CO <sub>2</sub>	0,0146 0,0136 0,0138	0,0093 0,001 0,0099	rund oder oval mit sehr stumpfen Polen weniger dunkel	glashell, ausser nach Anwendung von N O, wo sie mit Körnchen be- setzt ist	öfter rund als läng- lich und scharf contourirt	farblos hell	(roth bei Lampen- licht)
H	0,0118 0,0132	0,009 (nach O) 0,0091	oval mit spitzen Polen, oft rautenför- mig, dunkel	glatt	granulirt (pag. 22) meist rund, scharf contourirt	gelb pag. 22 farblos hell	faturirt gelb (p. 22) farblos
NO	0,009	0,007 im I. Moment	sehr dunkel, etwas gezackt, doppelte Contouren, die Pole stumpf	wie überstäubt	zuerst ganz dann scharf hervor- tretend dunkle Con- toure länglich rund	undeutlich farblos	farblos
N <sub>2</sub> O	0,015	0,011 im II. Moment	oval und hell, nicht sehr dunkel	verschwindet nach CO <sub>2</sub> fast ganz (un- ter den angeg. Be- nennungen)	scharf markirt un- regelmässig	farblos	farblos
SO <sub>2</sub>	0,011	0,009	sehr dunkel und dop- pelt, mit hellem Zwi- schenraum, mehr rund als oval	blass ausgedehnt, dann trüb	rund scharf markirt	farblos	farblos



N Erzeugt in keiner Beziehung eine Veränderung.

N	SH <sub>2</sub>	CI	J	PH <sub>2</sub>	Cy	luft-leerer Raum
	oval mit abgestumpften Polen, etwas zackig, zuletzt ganz hell	sehr dunkel, mit concentrischen Ringen, nach innen, dann ganz unregelmässig	sehr scharf und dunkel, contourirt, die Pole spitzen sich zu, keine sonstige Veränderung	die Pole spitzen sich zu, dunkle Contour	dunkel mit gegen die Mitte abnehmenden Schatten endlich ganz blass	wie mit Pünktchen umstämt höckerig
	0,009	0,007			Keine Veränderung	
	farbig und granulirt mit dunklen Punkten besetzt, endl. aufgelöst	dunkel	glatt	die Membran klappt sich um	glatt	uneben körnig
	zuerst undeutlich; dann kreisrund scharf markirt	zerfällt in mehrere Körnchen	scharf contourirt länglich	ganz undeutlich	scharf contourirt	scharf contourirt längl. rund
	farblos	sehr dunkel contourirt selbst aber sehr hell	anfangs farblos, dann dunkelbraun	gelb	farblos	farblos
	geronnen und farblos	farblos	orangegelb	saturirt gelb	farblos	blassgelblich

## Schlussfolgerungen.

**Die** Stellung dieser Blutkörperchen zu den übrigen Geweben, die Frage, ob sie Zellen seyen oder nicht, ist hier leichter zu entscheiden als bei den kleinern Blutkörperchen der höheren Classen der Wirbelthiere.

Membran, Kern und Inhalt sind hinlänglich characterisirt und werden besonders bei langsamer Einwirkung von Wasser deutlich <sup>12)</sup>. Bei eben aus den Blutgefässen ausgeflossnen Blutkörperchen erkennt man keine Verschiedenheit der einzelnen Elemente. Es sind homogene einfache Gebilde, platte Scheiben, durchscheinend aber hellgelb gefärbt. Wenn sie auf den Rand zu stehen kommen, erkennt man nur in der Mitte eine ziemlich umschriebene Convexität auf jeder Seite der Scheibe. Bald aber zeigt sich, besonders schnell nach Zusatz von etwas Wasser in der Mitte ein heller meist etwas gelblichtingirter scharf umschriebener Fleck. Seine Lage ist aber nur scheinbar centrisch; denn so wie man die Blutkörperchen rollen sieht oder so bald sie irgendwo adhären, erkennt man leicht, dass dieses Körperchen excentrisch an der jetzt blass und sphärisch gewordenen Membran ansitzt. Dieser Punkt nimmt, so lange das Körperchen ruhig aber frei in einer Flüssigkeit liegt, vermöge der Schwere des Kerns die tiefste Stelle ein, und erscheint dann von oben betrachtet als centrisch. Die umgebende Flüssigkeit wird allmählich blassröthlich gefärbt während in demselben Maass die ganze Hülle des Körperchens erblasst, endlich so durchsichtig wird, dass sie nur mit Mühe in den Focus zu stellen ist.

---

12) Henle allgemeine Anatomie pag. 425.

Dieses Austreten von Flüssigkeit aus der Zelle und das Aufnehmen einer spezifisch leichteren in ihr Inneres, das so lange fort dauert, bis endlich die Hülle platzt (nicht aufgelöst wird): dieser endosmotische und exosmotische Process beweist, dass man es hier mit einer einfachen Zellenmembran zu thun hat, die einen flüssigen Inhalt einschliesst; während der Kern wie bei allen Zellen excentrisch der Membran anhaftet. Ein Umstand macht nur die Natur dieses Gebildes (des sogenannten Kernes) etwas suspekt; nemlich, dass weder in den Lungen noch in der Schwimmhaut des lebenden Thiers eine Spur davon zu sehen ist; ich habe häufig diese Art der Untersuchung vorgenommen und besonders durch einiges Comprimiren der entsprechenden zuführenden Gefässe die Einwirkung dieser in beiden Capillargefässsystemen vorherrschenden verschiedenen Gasarten zu verstärken und den Kreislauf etwas zu verlangsamen gesucht. Aber niemals und in keinem Blutkörperchen konnte ich je einen Kern sehen, obgleich wie mir scheint; die Membran nicht zu undurchsichtig wäre, was durch einzelne Gasarten allerdings geschieht und wodurch der dann sichtbar gewesene Kern wieder zu verschwinden scheint. —

Allein die fast constate Form, die scharfen Umrisse, die glatte nur selten körnige Oberfläche desselben machen es sehr unwahrscheinlich, dass er ein zufälliges unwesentliches Gebilde sey. Man könnte nemlich nur annehmen, dass es geronnenes Fibrin oder Albumin sey, wie I. Müller<sup>13)</sup> und F. Simon<sup>14)</sup> annehmen und wie auch aus den Reaktionen mit Essigsäure nach Hünefeld<sup>15)</sup> und Henle<sup>16)</sup> hervorzugehen scheint, in denen sie sich wenigstens bei erhöhter Temperatur lösen. Die freiwillige ausserhalb des Organismus eintretende Gerinnung sowohl des Faserstoffs als Eiweisses geschieht aber immer in ganz andrer Form

13) Physiol. I, 119.

14) Med. Chemie, I, 39.

15) Chemismus in der thierischen Organisation pag. 51.

16) A. a. O. pag. 431.

nehmlich als Schollen oder feine Granulation. Ist der Kern wirklich eine Proteinsubstanz, so müssen sie schon als organisirte im kreisenden Blut bereits vorhandne Gebilde angesehen werden.

Ist aber der Hauptbestandtheil der Kerne keine Proteinsubstanz, sondern Fett, wie Hübnfeld aus der Auflöslichkeit derselben in Aether, warmem Terpentinöl, Mandelöl, und Schwefelkohlenstoff schliesst, so wäre ein Entstehen desselben, ja sogar seine Form nach dem Tod oder Austritt des Blutes aus den Gefässen bei Zusatz von Wasser denkbar.

Dass Fette im Blutroth so gut als im Fibrin und Albumin vorkommen, hat Chevreul, Gmelin und Berzelius schon lange erkannt<sup>17)</sup>. Ueber die eigentliche Natur dieses Fettes im Blutroth, das uns hier zunächst interessirt, ist noch wenig bekannt; allein wir können uns doch den Vorgang als möglich denken der die Entstehung der Kerne erklären dürfte. Erstens wissen wir, dass das Fett der Blutkörperchen nicht frei vorhanden, sondern als Seife an ein Alkali (Natron) gebunden ist. Denn das Fett giebt eine alkalische Asche<sup>18)</sup>. Wäre nun diese Seife talgsaures Natron, das in der concentrirten Salzlösung flüssig ist, wie wir sie uns dem spezifischen Gewicht der Blutkörperchen nach denken müssen, so wird bei Zusatz von Wasser zweifach talgsaures Natron abgeschieden; da aber, zu dieser Abscheidung ein grosser Ueberschuss von Wasser nothwendig ist, so wäre ersichtlich wie erst nach und nach bei geringer Menge zugesetzten Wassers, oder bei gleich anfangs reichlichem Zusatz schneller die Bildung dieses Körpers eintrete. Sowohl kautisches Kali als Essigsäure und Salzsäure können eine wirkliche oder scheinbare Auflösung erzeugen; Kali nemlich eine Wirkliche, die Säuren eine scheinbare, indem sie an das Natron treten, und die Fettsäure als Emulsion in feinen Körnchen zerstreuen.

Diese Erklärungsweise wäre denkbar\*) und mit allen Reak-

17) Herz. Lehrbuch der Chemie, Bd. IX, pag. 87.

18) Ferzel. a. a. O. pag. 88.

\*) Soeben bin ich mit dem Studium der Talgsäure beschäftigt

tionserscheinungen vereinbar, wenn der Kern wirklich so wie Hewson und Schulz <sup>10)</sup> angeben frei in der Zelle läge und in ihr herumrollen könnte. Ich habe mehrmal Gelegenheit gehabt ganz sphärisch gewordene Körperchen um ihre Axe sich drehen zu sehen, ohne dass sie von der Stelle rückten; ich glaubte schon jene Ansicht bestätigen zu können; denn in diesem Fall schien das Körperchen nur langsam hin und her zu schwanken und der Kern im Innern zu rollen. Ein kleines der Membran anhaftendes Faserstoffstückchen liess mich aber bald erkennen, dass das Bläschen um seine Axe rollt und durch irgend eine im Weg stehende Masse (geronnenes Eiweis etc.) verhindert wurde sich weiter von seinem Platz zu entfernen.

Dieses feste Anliegen an der Zellenmembran spricht wieder für die wahre Natur des Kerns.

Dagegen wiederum spricht seine Formveränderung die bei einem wahren Zellkern doch wohl schwerlich so schnell anftreten wird als hier; dann die Abhängigkeit seiner Form von der Zelle.

Wird die Hülle sphärisch, so wird auch das Körperchen rund; wird jene oval, so wird dieses auch länglich, Cf. I. Reihe.

Wir sehen, dass ebensoviel für als gegen die Natur dieses Körperchens als eines Kerns spricht, und müssen vorläufig diese Frage noch unentschieden lassen mit dem Vorbehalt später noch weiter darauf zu kommen, wenn die Untersuchung des Blutes der andern Amphibien und der Vögel mitgetheilt wird.

Die Annahme von Scheidewänden im Innern der Zelle, deren Hünefeld 8-12 gefunden haben will, ist unstatthaft; woher diese Täuschung, wird man leicht aus der Versuchsreihe II,

über deren Natur und Verbindung mit K und N noch sehr unzureichende Beobachtungen sich vorfinden; die Resultate dieser Untersuchung in ihrer Beziehung zu der hier angeregten Hypothese werde ich später mittheilen.

10) Schulz Circulation pag. 18.

III, VII ersehen. Es sind dies jene Falten, die so häufig bei Anwendung der verschiedensten Gase auftreten. Dass Inhalt und Hülle gesondert sind, braucht keines weiteren Beweises und geht auch aus unsern Versuchen mit  $P H_2$  und  $S H_2$  hervor.

Was nun im Allgemeinen die Wirkung dieser verschiedenen Gase auf die Blutkörperchen betrifft, so ist von vorn herein Folgendes festzuhalten: Nicht alle Blutkörperchen desselben Blutes erleiden durch dieselbe Gasart gleich schnell oder dieselbe Veränderung. Eine Beobachtung, die schon häufig bei Anwendung tropfbarer Flüssigkeiten gemacht wurde. (Nasse). Wahrscheinlich ist es der Altersunterschied, der in dem einen die Veränderungen früher in dem andern später eintreten lässt.

Am schnellsten sah ich entsprechende Veränderungen besonders an der Zellenmembran bei den Lymphkugeln; und aus diesem Grund glaube ich, dass die jüngeren Blutkörperchen es sind, die schneller durch die Gase verändert werden. —

Der zweite Punkt ist der, dass man die Reihenfolge der Gase berücksichtigt, die man anwendet. Wie durch gewisse andere Substanzen z. B. Jodtinktur die Membran ihre Fähigkeit verliert sich auszudehnen und den endosmotischen Process zu unterhalten. — Nach Anwendung der einen Gasart hat oft die darauffolgende, die, wenn sie zuerst angewendet wird, so gleich bedeutende Modificationen hervorruft, gar keinen Einfluss, oder er tritt erst später auf, oder endlich er äussert sich ganz anders. Dies giebt sich oft schon an der Färbung des ganzen Bluts zu erkennen. Frisches Blut zuerst mit  $CO_2$  behandelt wird dunkel kirschroth; mit  $NO$  tief purpurroth. Behandelt man frisches Blut zuerst mit  $NO$  und dann mit  $CO_2$ , so verwandelt sich die Purpurfarbe nicht in dunkelroth, sondern in schmutzig gelbroth (ockerfarbig). Oder: O färbt bekanntlich das Blut hellroth, lässt man längere Zeit dasselbe Gas rasch durchstreichen, so wird das Blut schwarz und die rothe Farbe



lässt sich mit später angeleitetem O Gas nicht wieder herstellen <sup>20)</sup>).

Ferner während in der I Versuchsreihe die Dimensionsunterschiede nach Einwirkung von O und dann von CO<sub>2</sub>, dann wieder von O und endlich von H folgende waren.

O Gas		H Gas	
Länge	Breite	Länge	Breite
0,0112	0,0079	0,0118	0,0098

so blieben sich die Grössenverhältnisse in einer andern Versuchsreihe ganz gleich, wo bloss CO<sub>2</sub> und dann H Gas zugeleitet wurde.

Und endlich, was das wichtigste Beispiel ist: nach von 4—4 Minuten abwechselnder Zuleitung von O und CO<sub>2</sub> ruft O beim 8ten oder 9ten mal schon nicht mehr die frühere stets eingetretene Veränderung hervor, ja CO<sub>2</sub> löst endlich die Hüllen vollständig auf.

Wir wollen gleich hieran als an eines der wichtigsten Resultate dieser Untersuchung einige Bemerkungen knüpfen.

Die beiden Flaschen A und B Fig. 10 stellten mir die beiden Capillargefässsysteme d. h. den Gasgehalt derselben vor: die eine mit CO<sub>2</sub> gefüllte das Capillargefässsystem der grossen, die mit O gefüllte das der kleinen Blutbahn.

Nach dem in der Einleitung Mitgetheilten haben die Blutkörperchen in der dort angegebenen Weise einen indirekten Antheil an der Ernährung.

Den fortwährend aus dem Chylus sich bildenden Blutkörperchen müssen andere früher entstandene Platz machen, wenn sich de Cruor nicht abnorm anhäufen soll. Wodurch geschieht um diese Rückbildung, diese Auflösung der Blutkörperchen? Diese Frage, die bisher unbeantwortet war, lässt sich nach diesen Versuchen auf das bestimmteste beantworten; es ist der abwechselnde <sup>21)</sup> Einfluss der CO<sub>2</sub> und O.

20) Bergelius Lehrb. der Chemie, Bd. IX, pag. 73.

21) Dass gerade die Abwechslung der Gasarten die Ursache der Auflösung ist beweist der Umstand dass CO<sub>2</sub> oder O für

Die Falten müssen aber radial deswegen stehen, weil in der Mitte die grösste Oberfläche der (ovalen) Körperchen gegeben, hier also der endosmotische Process von Anfang an gleich am lebhaftesten und ergiebigsten seyn wird. Anders verhält es sich wo Coagulationen eintreten, die Pole sehr spitz, das Körperchen überhaupt unregelmässig, die hervorragende Mitte durch die Coagulation in eine Ebene verwandelt wird wie beim Cl, da stehen die Falten nicht radial sondern parallel den äussern Contouren wie Längenzirkel. —

Die Faltung der Membran giebt einen hinreichenden Grund der Erklärung, wie der Farbenwechsel des arteriellen und venösen Blutes entsteht, wenigstens für das auffallende Licht nach Scheerer's Theorie.

Der Kern erleidet von den wenigsten Gasen eine Veränderung, nur durch Cl zerfällt er; durch PH<sub>2</sub> wird er unkenntlich und in einem Fall (pag. 22) durch CO<sub>2</sub> granulirt (erstes Stadium der Auflösung). Seine Farbe wird nur durch PH<sub>2</sub> und I verändert und zwar wahrscheinlich durch chemische Einwirkung; einmal rief CO<sub>2</sub> (pag. 22) ebenfalls eine gelbe Färbung hervor, von der es sich jedoch fragt, ob es nicht in Imbibition des Farbstoffs oder in reinoptischen Verhältnissen seinen Grund hatte.

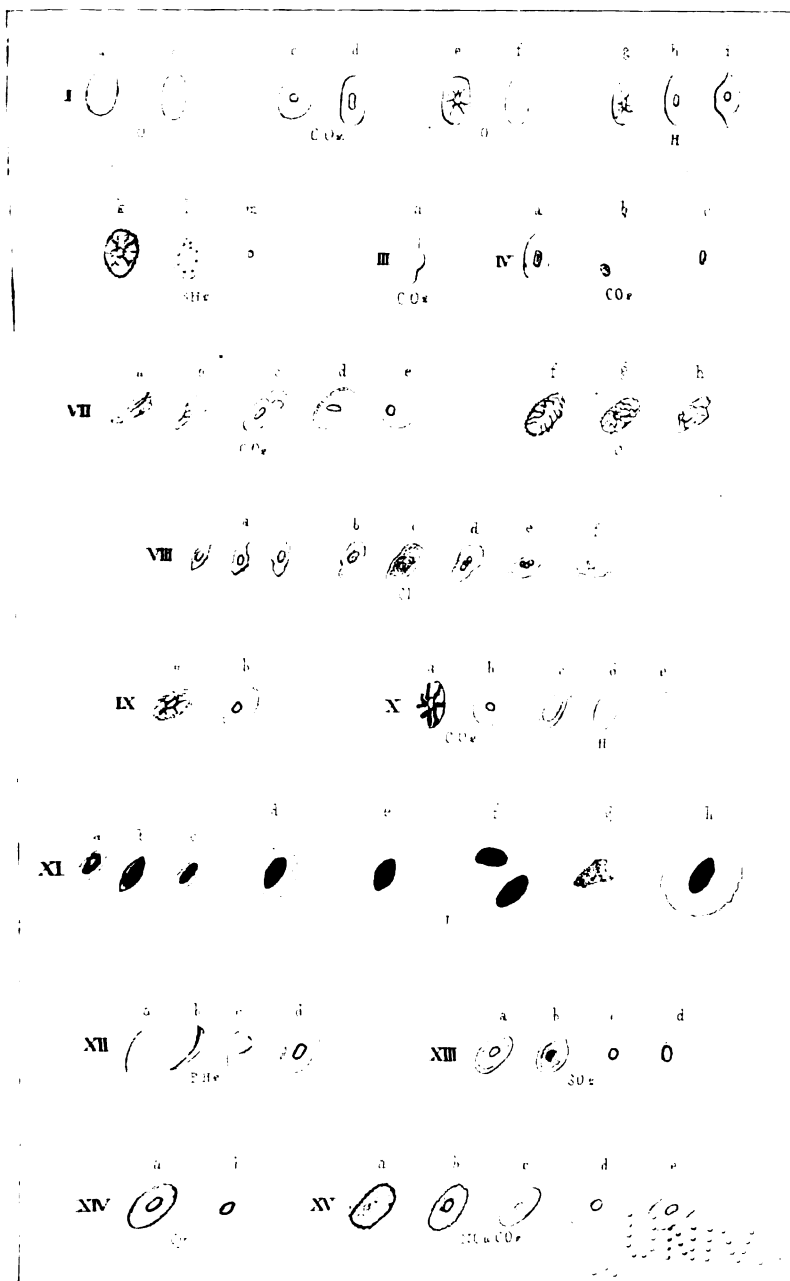
Der Inhalt wird chemisch (Gerinnung oder Färbung) ebenfalls nur verändert durch PH<sub>2</sub>, I und CH. Alle rufen eine durch andre Gasarten unauf lösliche Gerinnung und Entfärbung (Cl) oder Orangen-Farbe (I) oder schwefelgelbe (PH) Tingirung hervor. —

So zerfallen alle hier untersuchten Gase in solche welche die Blutkörperchen absolut und unwiderbringlich zerstören

I. Cl. SH<sub>2</sub>. PH<sub>2</sub>. Cy. N<sub>2</sub> O.

und in solche, welche sie nur unter gewissen Bedingungen zerstören sonst aber blos wieder durch andere Gase ausgleichbare Veränderungen hervorrufen.

O. CO<sub>2</sub>. H. N O.



2









Var 11064 2

Langens

Amphib Heart

1873

2

U.S. GOVERNMENT PRINTING OFFICE: 1964

## Notiz zur Anatomie des Amphibienherzens

von

**Dr. Paul Langerhans**

Prosector und Privatdocent zu Freiburg i/B.

Fig. III auf Tafel XXV.

Die Scheidewand der Vorhöfe des Herzens ist bekanntlich bei den meisten Perennibranchiaten <sup>1)</sup> eine unvollständige; in Betreff der übrigen Abtheilungen der Amphibien melden jedoch die besten Handbücher <sup>2)</sup> wie die neuesten Specialuntersuchungen <sup>3)</sup>, dass das Septum stets ein vollständiges sei. Nur beim Frosch hat FRITSCH <sup>4)</sup> gelegentlich einen Defect in der Richtung beobachtet, dass die Scheidewand nicht ganz das ostium atrioventriculare erreicht, und beim Riesensalamander <sup>5)</sup> hat HYATZ dasselbe constatirt. Ausserdem bemerkt er, das sehr zarte Septum atriorum dieses Thieres erscheine zwar dem unbewaffneten Auge siebförmig durchlöchert, aber mit Hilfe einer Loupe erkenne man, dass dem nicht so sei. Allerdings kämen einige feine Löcher in ihm vor, von denen eines, nahe dem vorderen Rande gelegen, sich durch Grösse auszeichne: aber er wage nicht zu entscheiden, ob dieselben natürliche oder künstliche seien.

Ich finde nun beim Landsalamander die Vorhofsscheidewand ausnahmslos in der Weise durchlöchert, dass die oberen zwei Dritttheile derselben einen exquisit areolären Bau darbieten, ganz in der Weise wie das grosse Netz vieler Säuger. Die Abbildung zeigt bei schwacher

1) STANNIUS, Amphibien pag. 246. Die Specialliteratur war mir leider nicht zugänglich.

2) GEGENBAUR, Vergl. Anatomie 2. Aufl. pag. 834.

3) GUSTAV FRITSCH, Zur vergleichenden Anatomie des Amphibienherzens. Müll-  
ler's Archiv 1869 pag. 730.

4) l. c. pag. 729.

5) Cryptobranchus japonicus. Wien 1865 pag. 93.

Vergrößerung einen Theil dieser oberen Hälfte; man erkennt deutlich die Löcher in ihr und sieht, dass die überaus fein verästelten Muskelbündel nicht bis an die Grenze derselben herantreten, sondern überall noch durch eine schmale Zone hellen Bindegewebes vom freien Rand getrennt sind. Während nun der obere Theil des Septum stets in dieser Weise perforirt ist, ist der freie untere Rand und eine schmale sich unmittelbar an ihn anschliessende Zone immer vollkommen frei von Löchern. Uebrigens ist die Breite der imperforirten Zone keine ganz constante, sie zeigt individuelle Verschiedenheiten; aber niemals habe ich bei ungefähr 20 Individuen die areoläre Structur des oberen Theils vermisst.

Man könnte dieser Beobachtung vielleicht den Einwand machen, der HARTL zu seinem vorsichtigen Schlussatz bewogen hat. Indess dem gegenüber ist das Bild der Perforationen ein so regelmässiges, dass eine artificielle Herstellung derselben ausser dem Bereich der Möglichkeit liegt. Ferner habe ich die Scheidewände mit der grössten Vorsicht herausgenommen; und endlich kann man mit Hülfe der Höllesteinreaction constataren, dass die beiden Lagen einschichtigen Pflasterepitheliums, welche beide Seiten des Septum bekleiden, an den Rändern der Löcher in continuirlicher Verbindung mit einander stehen.

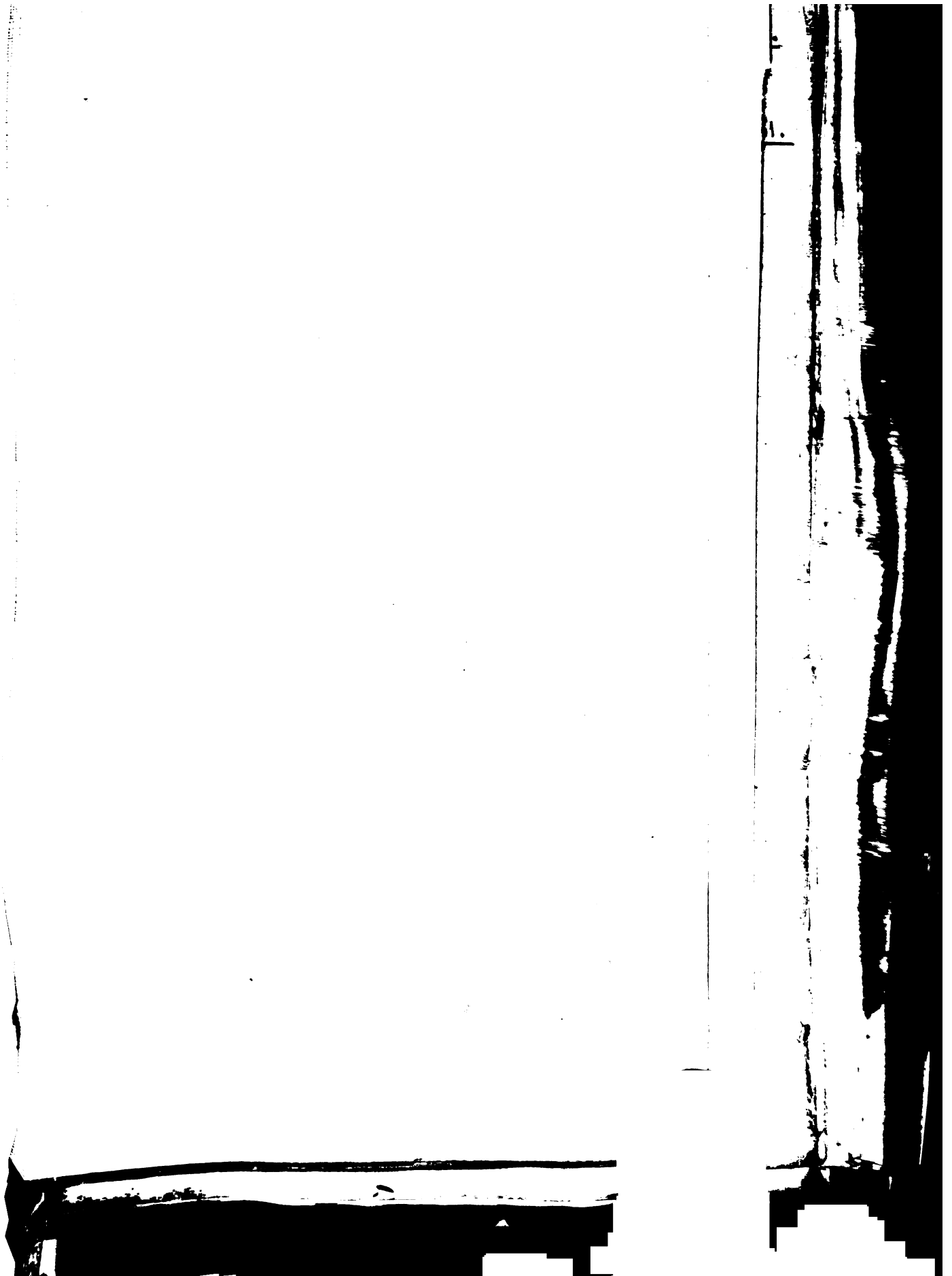
Ich halte also die Beobachtung für vollkommen constatirt, und ihre Mittheilung durch die in so vielen Beziehungen interessante Stellung der Salamandrinen zwischen den Perennibranchiaten und den höheren Amphibien gerechtfertigt. —

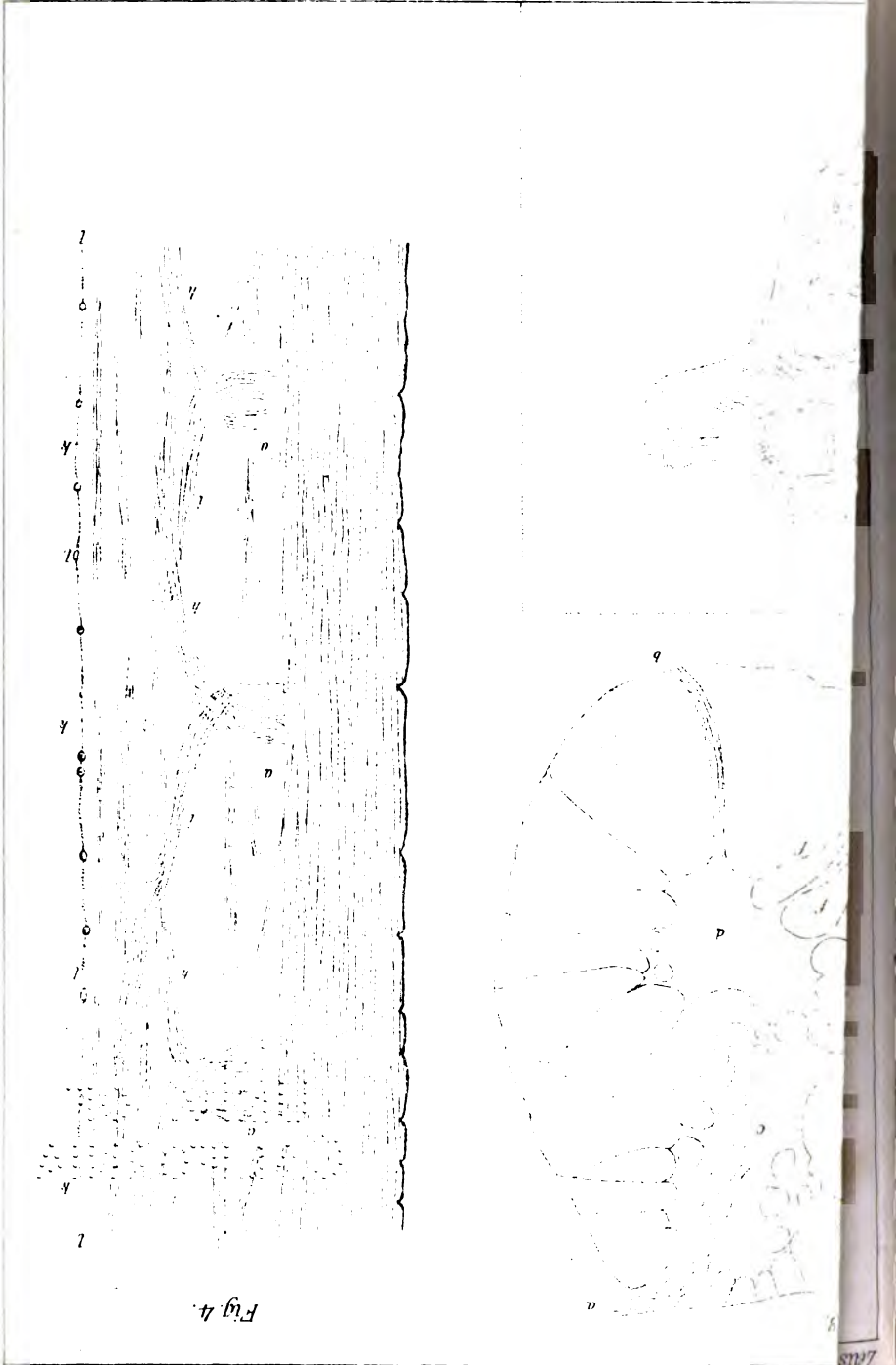
Eine ähnliche Durchlöcherung der Vorhofsscheidewand habe ich bei fünf Exemplaren von *Triton cristatus* beobachtet.

Freiburg, im Februar 1873.

### Erklärung der Abbildung.

Theil der oberen Hälfte des Septum atriorum von *Salamandra maculata*. Vergrößerung ungefähr  $\frac{50}{1}$ . Die Muskelbalken sind dunkler, das Bindegewebe heller schattirt, die Kerne um der Deutlichkeit des Bildes keinen Abbruch zu thun, weggelassen.





Таб. XXV

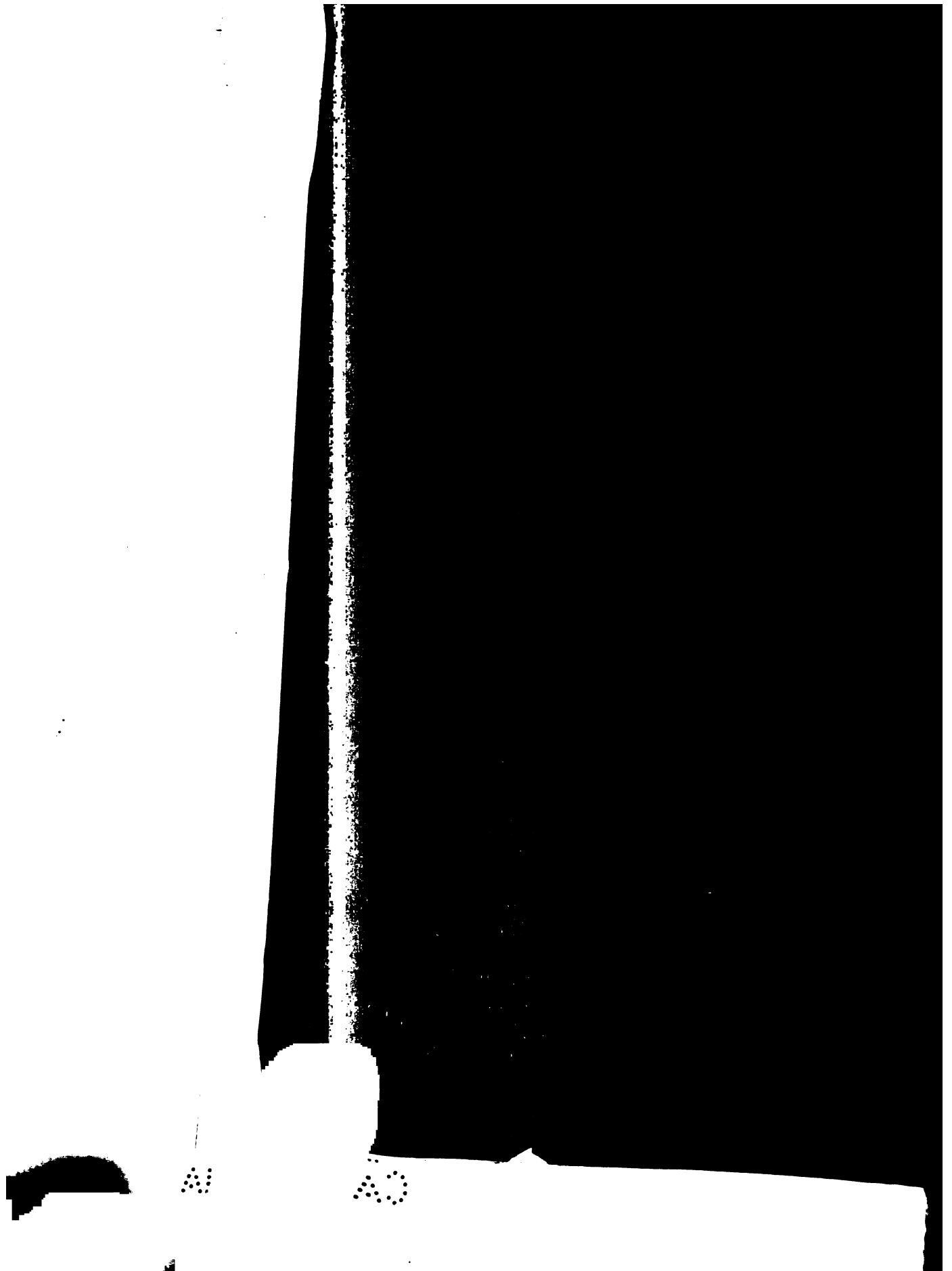
С. П. Алексеев



inner.

no 1881.

3



6 756  
2 26/10 Dr. med. Wilhelm Spikner.

Bidrag til Kundskaben

Heidelberg 1881.

om

Conus arteriosus og Arteriebuerne

hos

# Amphibierne.

Af

J. E. V. Boas.

Med 4 Tavler.

København.

Hos Andr. Fred. Høst & Søn.

Trykt hos Nielsen & Lydich.

1881.

Forsvares Mandagen den 21. Februar Kl. 10 i Universitets-Auditoriet Nr. 3.

Hr. Dr. Pitzner

med venlig Hilsen

fra  
Torf.

Bidrag til Kundskaben

om

Conus arteriosus og Arteriebuerne

hos

Amphibierne.

Af

J. E. V. Nees.



København.

Hos Andr. Fred. Høst & Søn.

Trykt hos Nielsen & Lydiche.

1881.

Det matematisk-naturvidenskabelige Fakultet har antaget denne Af-  
handling til at forsvares for den filosofiske Doktorgrad.  
Kjøbenhavn, den 29nde November 1880.

Thiele.



Den foreliggende Afhandling er udarbejdet i det af Professor Carl Gegenbaur bestyrende anatomiske Institut i Heidelberg, hvor jeg med en kort Afbrydelse opholdt mig fra Midten af Maj 1879 til Januar 1880. Ligesom Gegenbaur har foreslaaet mig at tage fat paa nærværende Undersøgelser, har han ogsaa under Arbejdet paa forskellig Maade støttet og ansporet mig; herfor som for meget andet bringer jeg herved min store Lærer en varm og oprigtig Tak.

Afhandlingen falder i tre Hovedafsnit. I det første har jeg i det enkelte gennemgaaet Conus og Truncus hos et Antal Amphibier; i et Slutningskapitel har jeg søgt at bestemme disse Deles Forhold til de homologe navnlig hos Dipnoerne. I andet Afsnit er Arteriebuerne bleven behandlere paa en lignende Maade. Endelig har jeg i et Slutningsafsnit fremsat forskellige Bemærkninger, som er kaldte til Live ved Undersøgelsen men egenlig gaar ud over samme; af disse fremhæver jeg navnlig dem om Perennibranchiaternes Stilling, hvorover jeg er kommen til et, saa vidt jeg ved, fra tidlige Forfattere ret forskelligt Resultat.

For Understøttelse med — til dels meget sjældent — Materiale skylder jeg de Herrer Professorer Gegenbaur, Kolliker og Reinhardt megen Tak. Des værre er det

Mr. Dr. Pitzner

met vriendlyt Liden

fra  
Torj.

Bidrag til Kundskaben

om

Conus arteriosus og Arteriebuerne

hos

Amphibierne.

Af

J. E. V. Nees.

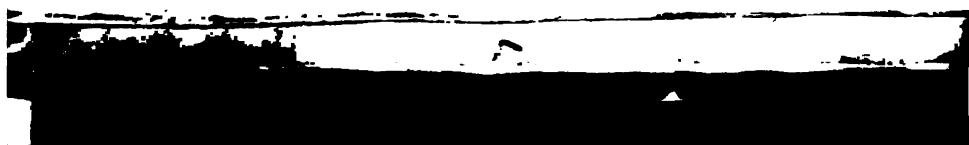


København.

Hos Andr. Fred. Høst & Søn.

Trykt hos Nielsen & Lydiche.

1881.



hidtil ikke lykkedes mig at forskaffe mig Menopoma og Amphiuma til Undersøgelse, og er der herved opstaaet et Hul, som jeg vil være bestræbt for senere at udfylde <sup>At udfylde</sup> <sup>1</sup>).

---

<sup>1</sup>) Længe efter Arbejdets Afslutning har jeg været saa heldig at erholde begge de omtalte Former, som jeg i en nær Fremtid agter at undersøge.

## A. Conus og Truncus arteriosus.

Det var Gegenbaur, der i Aaret 1866<sup>1)</sup> udtalte den betydningsfulde og frugtbare Sætning, at det man plejede at betegne med Navnet »Bulbus« hos Ganoider og Selachier er noget ganske andet end Bulbus hos Teleostierne; hos disse er Bulbus nemlig en Opsvulmning paa Gællearteriestammen (Truncus arteriosus), medens »Bulbus« hos hine er et Afsnit af Hjærtet, der hos de højere Hvirveldyr (Reptilier, Fugle, Pattedyr) optræder i en reduceret Tilstand; Gegenbaur foreslog i Overensstemmelse hermed at benævne Ganoidernes og Selachiernes »Bulbus« med Navnet »Conus arteriosus«, et Navn som alt benyttedes for den homologe Del af Hjærtet hos de højere Hvirveldyr. Teleostiernes »Bulbus« bevarede sit gamle Navn.

Amphibiernes »Bulbus« blev af let forstaaelige Grunde hverken den Gang eller, saa vidt jeg véd, senere behandlet af Gegenbaur, (heller ikke i hans »Grundzüge« er dens morfologiske Værdi discuteret). Det er derfor i mer end én Henseende mindre rigtigt, naar Huxley i sin Bog om Vertebraternes Anatomie (den tyske Udgave Pag. 85) udtaler, at »Bulbus« hos Amphibierne er homolog med Conus hos Selachier og Ganoider, og at Gegenbaur har vist, at »Bulbus« hos de nævnte tre Grupper maa adskilles fra Teleostiernes Bulbus.

<sup>1)</sup> Zur vergleichenden Anatomie des Herzens. Jenaische Zeitschr. 2.

Paa den ene Side har G. nemlig ikke udtalt sig saaledes, paa den anden Side er det heller ikke i og for sig rigtigt, at Bulbus hos Amphibierne skulde være homolog med Conus hos de to nævnte Fiskegrupper; det man plejer at betegne som Bulbus hos Amphibierne — man har rigtignok ogsaa mange andre Navne dertil — bestaar af to Afsnit, af hvilke det ene svarer til Conus arteriosus hos Ganoider og Selachier — og det vil vi ogsaa her benævne med dette Navn —; det andet vil vi betegne som Truncus arteriosus, hvorved det dog maa bemærkes, at det strængt taget svarer til Truncus arteriosus hos Fiskene + den nærmest denne liggende Del af Arteriebuerne.

### 1. Salamandra.

Fra den forreste højre <sup>1)</sup> Ende af Ventriklen udspringer et kort spiralsnoet Rør, der fortil besidder en let Indsnøring. Det foran Indsnøringen liggende, mindre Parti betegner jeg som Truncus arteriosus, det distale Parti, som her er større, er Conus arteriosus; hint spalter sig fortil i de 8 (6, 7) Arteriebuer.

Allerede i det Ydre, navnlig paa det blodtomme levende Hjærte, ser man en characteristisk Forskel mellem de to Afsnit: Conus har den samme gullige, halvt gennemsinnende Colorit som Ventriklen og Atriet, medens Truncus' Væg er hvidere, mindre gennemsinnende, eller med andre Ord forholder sig som en sædvanlig Arterie-Væg. En microscopisk Undersøgelse giver en hertil svarende Forskel; de muskuløse Elementer — der i begge Afsnit danner Hovedmassen af

<sup>1)</sup> Her ligesom i det efterfølgende refererer højre og venstre, for og bag, op og ned etc. sig til Dyret i naturlig Stilling (med Bugen nedad). Proximalt benyttes = fortil (henimod Hovedet), distalt om den modsatte Retning.



Væggen — forholder sig i Conus ganske som i den øvrige Del af Hjærtet: det vil sige, det er tværstribede Muskelceller, der sædvanligvis er kløvede i bægge Ender; derimod er Muskelcellerne i Truncus glatte.

Naar vi aabner Conus arteriosus, finder vi følgende Forhold: I den proximale Ende sidder fire Lommeklapper i en Kreds (smlgn. Fig. 1). Disse Klapper er længere end brede og langs Midten af dem findes en Kam eller Køl; imellem Væggen og den distale Del af hver Klap gaar der fine Traade. Den ene af de fire Klapper udmærker sig ved at den omtalte Længde-Køl springer stærkere frem og fortsætter sig bagtil. Denne Fortsættelse er den saakaldte Spiralklap, som vi her vil betegne som Longitudinalfold eller Spiralfold. Den præsenterer sig som alt bemærket som en Fortsættelse af en af de proximale Klapper, og da af den af disse, der sidder til højre i Conus; den dorsale Klap (Nr. 2), placeret ved Siden af den i Spiralfolden udløbende (Nr. 1), er bestandig noget mindre end de andre. Spiralfolden er hæftet til den dorsale Conus-Væg og løber skraat over samme fra højre (fortil) til venstre (bagtil), ja endog om paa den ventrale Væg; Tilhæftningslinjen er næsten ret og er nøjere beset Aksen i den Spiral Conus danner; den fri Rand naar omtrent midtvejs ind i Conus' Lumen. Spiralfolden ender ovenover en af Klapperne i den bageste Række, der befinder sig tæt ved Ventriklen men dog endnu i Conus og sædvanlig bestaar af tre, men dog undertiden ogsaa af fire Klapper. Klapperne i denne Række er ligesom de i den proximale Lommeklapper, men de er bredere end lange og den fremspringende Længdekøl er mindre udpræget om den end ikke altid mangler. Sidepartierne af disse Klapper er tynde, undertiden tildels opløste i Traade, der da altsaa gaar fra Randen af Klappen til Conus' Væg; iøvrigt gaar der ligesom ved Klapperne i den proximale Række fine Traade mel-

lem Væggen og den Side af Klapperne, som vender imod denne<sup>1)</sup>.

Truncus arteriosus har følgende Bygning (smålg. Fig. 2). Dens distale Ende er et simpelt udelt Hulrum; dens proximale Parti er derimod ved en horizontal Væg delt i to Afdelinger, af hvilke den ventrale atter ved tre verticale Skillevægge — der dog ikke gaar helt ud til den fri Rand af den horizontale Væg — er delt i fire Canaler, to midterste, snævrere, og to ydre, videre. De to midterste fortsætter sig i de to første Arteriebuer (Carotiderne), de to ydre i Arteriebuerne af andet Par (de egenlige Aortabuer). — Den dorsale Afdeling er ved en median vertical Væg delt i to Canaler, hver af disse sædvanligvis ved en skraa eller vertical Væg — der dog ikke gaar helt ud til Randen af den horizontale Skillevæg — atter i to Canaler, af hvilke den ydre enten ender fortil blindt eller fortsætter sig i den tredje Arteriebu, naar en saadan er tilstede; den anden, Medianlinjen nærmere liggende, Canal fortsætter sig i den fjerde Arteriebu.

<sup>1)</sup> Om Klappernes Structur kan jeg bemærke følgende: Hovedmassen af Klapperne er en ejendommelig Bindevævs-Modification, som ved Klappernes Tilhæftningssteder efterhaanden gaar over i almindeligt fibrillært Bindevæv, ligesom den ogsaa paa den mod Conus-Væggen vendte Side af Klapperne er bedækket med et Lag fibrillært Bindevæv. Den nævnte Bindevævs-Modification besidder en temmelig homogen Grundsubstans med mange større og mindre Huller; Grundsubstansen er sandsynligvis at opfatte som sammensmæltede Fibriller. I dette Bindevæv ligesom ogsaa i det fibrillære ser man smukke, store, mest langagtige Kærner. — Foruden de to nævnte nøje beslægtede Vævs-Modificationer kan der i Klapperne ogsaa optræde ægte hyalin Brusk (noget som alt Leydig anfører i sine Untersuch. ü. Fische und Reptil., (Pag. 53); denne maa naturligvis vel sondres fra hin Bindevævs-Modification. Den danner ret skarpt omgrænsede Knuder, der er indlejrede i den øvrige Klapsubstans; Grundsubstansen er fuldkommen hyalin, indeholder store Bruskceller med runde, lysbrydende Kærner. Ved Bruskens Grænser bliver Kærnerne i Bruskcellerne mere langagtige, Cellekroppene mindre, saaledes at Brusken dog ikke ganske uden Overgang støder til Bindevævet.

De tre Figurer 21—23 giver en ret god Idé om Truncus' Bygning; de forestiller tre Tværsnit af samme Truncus, Fig. 21 det bageste af de tre, Fig. 23 det forreste. I Fig. 21 ser man 8 Rum, af hvilke Nr. II og IV, i Harmoni med de tilsvarende Arteriebuer, er de største. I Fig. 22 er det ene Rum Nr. III blevet ganske lille, i den følgende Figur ser man det slet ikke mere, det er paa Vejen endt blindt. Ligesaa finder jeg, at Canalen Nr. III paa den anden Side, der allerede i det sidste af de her afbildede Snit er bleven kendelig mindre, længere fortil oblittererer. I dette Tilfælde mangler en tredje Arteriebue; naar en saadan er tilstede, fortsætter Afdelingen Nr. III sig i samme.

Larverne forholder sig hvad Conus angaar væsenlig ikke anderledes end de voksne. Om Truncus hos Larverne vil jeg ved Siredon faa Lejlighed til at gøre en Bemærkning. Det følger iøvrigt af sig selv, at Larverne altid har de 8 Canaler i Truncus udviklede (sammenlign Arteriebuerne).

Om de functionelle Forhold vil vi ligeledes senere tale.

Om Bygningen af Conus arteriosus hos Salamandra foreligger der hidtil kun meget sparsomme Meddelelser, én af Brücke<sup>1)</sup>, som har set »eine Leiste, welche schräg vom Arterien-Ende des Bulbus und von rechts nach dem Herz-Ende desselben und nach links verläuft«, altsaa vor Longitudinalfold; iøvrigt siger han: »Da alle Theile, auf deren Bau es wesentlich ankommt, bei den Salamandern so klein und undeutlich sind, musste ich mir bald sagen, dass ich hier an der Grenze der Untersuchung angekommen sei.« — En anden Angivelse finder vi hos Leydig<sup>2)</sup>: »Schneidet man den Truncus arteriosus [hvad man sædvanligvis betegner som »Bulbus«] des Landsalamanders der Länge nach auf zeigen sich deutlich nach vorne zu drei (oder vier?) klappenartige Längswülste«. Som man ser stemmer de to Forfatteres Angivelser kun daarlig overens: en Sammenligning med min Beskrivelse vil imidlertid vise at begges Angivelser i og for sig ikke er urigtige.

<sup>1)</sup> Beiträge z. vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gefäß-Systemes. Denkschriften d. kais. Akad. d. Wissensch. z. Wien, Math.-Naturw. Cl. 3. Band 1852; Pag. 361.

<sup>2)</sup> Untersuch. ü. Fische und Reptilien, 1853, Pag. 53.

## 2. Triton.

Hos Slægten Triton fandt jeg — jeg kan tilføje: temmelig uventet — nogle ikke ganske uinteressante Afvigelser fra Salamandra.

Truncus stemmede i det væsentlige med Salamandras, dog saaledes at Afdelingen III, som det synes altid, er ganske oblittereret. Conus' ydre Form er ligeledes væsentlig den samme; dog er Conus her lejret mere efter Lægemets Længdeakse, medens den hos Salamandra ligger noget paa tværs. Den distale Klapprække har tre lignende Klapper som hos Salamandra (den ene Klaps Lidenhed i Fig. 3 er blot individuel). — Derimod har den proximale Klapprække og navnlig den fra samme udgaaende Longitudinalfold ret mærkelige Forhold at opvise; da de forskellige undersøgte Arter (Triton punctatus, cristatus og alpestris) forholder sig forskellig, vil vi betragte dem hver for sig.

Triton punctatus. Fig. 3 forestiller den opskaarne og udbredte Conus af et Exemplar af denne Art. Man vil her ikke finde nogen væsentlig Afvigelse fra Salamandra; en udbredt Conus af denne frembyder næsten i alt det samme Billede. Vi bemærker blot, at Klappen Nr. 2 er omtrent af samme Størrelse som de andre, medens den hos Salamandra altid er mindre.

I Fig. 4 er en anden Conus af Triton punctatus afbildet; den distale Del med de derpaa siddende tre Klapper er udeladt. Her træffer vi et andet Billede, som dog, naar vi sammenligner det med det forrige, ingenlunde er vanskeligt at forstaa; Longitudinalfolden er opløst i en Række Smaaknuder, der dog for største Delen endnu hænger sammen; den er altsaa her endnu tydelig tilstede, udgaar som sædvanlig fra Klappen Nr. 1, men er i ikke ringe Grad reduceret.

I andre Tilfælde har jeg hos samme Art fundet en endnu

videre gaaende Reduction af Spiralfolden: af Knuderækken i Fig. 4 var endnu kun spredte Lævninger tilovers.

*Triton cristatus* frembyder Forhold, som slutter sig til de hos *punctatus* forefundne. Jeg har dog aldrig hos *cristatus* fundet en saa fuldstændig Spiralfold som den i Fig. 3 afbildede fra *punctatus*; bestandig var der en større Reduction tilstede; i et Tilfælde (Fig. 5) fandt jeg vel en virkelig fra Klap Nr. 1 udgaaende Fold, men den var ganske kort; sædvanligvis findes en Række Smaaknuder, i forskelligt Tal og af forskellig Form, udgaaende fra Klappen Nr. 1 (Fig. 6); det kan næsten se ud som om der fandtes endnu en midterste Klaprække — foruden de to ved Enderne — i *Conus*; men den fremførte Række af Kendsgerninger viser tilstrækkelig tydelig, at vi har at gøre med Lævninger af en Spiralfold, ikke med en selvstændig Række af Klapper. — Det er værd at bemærke, at jeg hos *cristatus* bestandig har fundet Klappen Nr. 2 mindre end de andre, hvilket ligeledes var Tilfældet hos *Salamandra* men ikke hos *Triton punctatus*. Endvidere har jeg én Gang (Fig. 5) fundet en Længdedeling af samme Klap, saaledes at der ialt fandtes 5 Klapper i den proximale Række; den ene var dog meget lille. — Jeg bemærker endnu, at jeg af denne Art har undersøgt Individuer af meget forskellig Størrelse, uden at finde noget der, hvad Spiralfolden angaar, kunde tyde paa Aldersforskelligheder.

Hvad *Triton alpestris* angaar da har jeg ikke i nogen af de undersøgte *Coni* fundet Spor til en Spiralfold, ikke engang som Smaaknuder. Der sidder her i den proximale Række fire simple Klapper i en Kreds, af hvilke Nr. 2 bestandig er mindre end de andre, om end ikke altid saa lille som i Fig. 7.

Om Tritons »Bulbus« foreligger der om muligt endnu sparsommere Angivelser end om *Salamandras*. Hyrtl<sup>1)</sup> siger: »Die Tritonen haben

<sup>1)</sup> Berichtigungen über den Bau des Gefäßsystemes von *Hypochthon Laurentii* (Medic. Jahrbücher des österreich. Staates, 48, 1844, Pag. 260).

nur eine Reihe« (Klapper; hvor mange siger han ikke). Stannius<sup>1)</sup> angiver, at der hos Triton findes »zwei Klappen in einer Reihe«.

Hos *Pleurodeles* har jeg væsenlig fundet de samme Forhold som hos *Salamandra*.

*Cryptobranchus japonicus* har jeg ikke været saa heldig at kunne undersøge. Af Hyrtls<sup>2)</sup> rigtignok ikke meget gode Figur (4, Tab. 12) og af hans Beskrivelse kan jeg dog se, at denne interessante Form hvad *Conus* angaar — om *Truncus* kan jeg efter Hyrtls Figurer ikke udtale nogen Mening — forholder sig paa en lignende Maade som *Salamandra*. Der findes fire proximale Klapper i en Kreds, af hvilke den ene fortsætter sig i en Longitudinalfold; at den ene af de tre andre Klapper skulde være saa bred som Hyrtl har afbildet, kan jeg ikke tro og antager at den eventuelle Fejltagelse skyldes en Fortrækning af Præparatet. — I den bageste Klaprække skal der efter Beskrivelsen være fire Klapper tilstede; i Figuren ser man fem, af hvilke de to dog er langt mindre end de andre. En lignende Forøgelse i Klappernes Antal har vi jo alt haft Lejlighed til at gøre Bekendtskab med hos *Salamandra* og den er vel her (ifald Iagttagelsen er rigtig) som der kun at opfatte som en individuel Afvigelse. — Af Hyrtls Fremstilling vil man som sagt ialfald kunne slutte, at *Conus* hos *Cryptobranchus* ikke i nogen høj Grad afviger fra *Salamandras*.

Heller ikke den beslægtede Form *Menopoma* har jeg haft til Undersøgelse og over dette Dyr foreligger i denne Henseende ogsaa kun sparsomme Efterretninger, navnlig i »Descr. and illustr. Catalogue of the Physiol. Series of Comp. Anat. cont. in the Museum of the R. College of Surgeons« Vol. II, 1834. I den der givne Figur af en aabnet *Conus* (Fig. 2, Tab. 23) ser man to Rækker Klapper, en forreste med fire og en bageste med tre eller fire Klapper; en Lon-

<sup>1)</sup> Handb. d. Zoötomie 2. Aufl., 2. Buch, 1856; Pag. 216.

<sup>2)</sup> *Cryptobranchus japonicus*. Schediasma anatomicum. Wien 1865.

gitutinalfold er ikke afbildet, men vil vel næppe mangle (?). Om Truncus kan jeg intet sige.

Om Amphiuma foreligger der saa godt som intet i Litteraturen hvad de os interesserede Spørgsmaal angaar.

### 3. Siredon (*Amblystoma*).

Conus arteriosus hos Siredon adskiller sig i det ydre fra den voksne Salamanders Conus derved, at den er mindre skraat lejret; den er endvidere slankere. I begge disse Punkter stemmer den med Salamander-Larvens Conus.

I Conus' Indre finder vi Forhold, der nøje slutter sig til Salamandras. Ligesom hos denne finder vi i den proximale Række fire Klapper, af hvilke én (Nr. 1) fortsætter sig i en Longitudinalfold; af de andre er Nr. 2 mindre end Nr. 1 og 3 (smlgn. Salamandra).

Klapperne i den distale Række har en lignende Form som hos Salamandra; hos ét Exemplar fandt jeg fire (tre store og en lille), hos to andre kun tre Klapper (smlgn. Salamandra, *Cryptobranchus*, *Menobbranchus*, Siren).

Truncus arteriosus er baade længere end hos Salamandra og hos sammes Larve; den er bredere end Conus (smlgn. Fig. 19); bagtil til venstre er den forsynet med en Udbugtning, som hverken findes hos Salamandra eller dennes Larve (men derimod hos Siren). Truncus verticale Dimension (Højde) er større end hos den voksne Salamander, et Forhold, hvori Siredon stemmer med Salamandra-Larven (smlgn. Fig. 24 og 25).

Indvendig i Truncus finder vi fortil 8 Canaler, svarende til Arteriebuerne; bagtil svinder efterhaanden Skillevæggene, Canalerne smelter sammen, uden at der iøvrigt synes at være bestemte Regler for, hvilke af Skillevæggene, der først ophører; dog er der bestandig en midterste vertical Skillevæg tilsidst alene tilbage: bagtil finder



man med andre Ord to ved Siden af hinanden liggende Rum. En Deling af Truncus i to Etager ved en horizontal Skillevæg er mindre skarpt udpræget end hos Salamandra. — Helt bagtil har vi som sædvanlig et udelt kort Hulrum.

I den proximale Ende træffer vi mellem Canalerne simple muskuløse Vægge overtrukne med et tyndt Lag Bindevæv indvendig, der som det synes heller ikke ganske mangler hos den voksne Salamander og ialfald er ganske tydeligt hos Salamander-Larven.

Længere bagtil træffer vi først kun lidet udprægede Fortykkelser paa bestemte Steder af dette Bindevævslag, først ved Knudepunktet, Skillevæggens Sammentrædelsested, senere bredende sig videre ud over dem; Fortykkelserne bliver mægtigere og mægtigere og fylder i den distale Ende en stor Del af Truncus' Lumen. Det muskuløse Parti er uberørt af disse Fortykkelser, der vel tjæner til at give Væggene en større Stivhed.

I Fig. 25 har jeg afbildet et Tværsnit gennem Midten af Truncus; Afdelingerne III og IV (henholdsvis for tredje og fjerde Arteriebue) er alt paa begge Sider forenede; man ser Væggens Fortykkelser, der paa dette Sted allerede er temmelig stærke, men som sagt længere bagtil bliver endnu stærkere.

Af Amblystoma har jeg kun undersøgt ét Exemplar. Conus er indvendig og udvendig næppe forskellig fra Siredons (fra Larvens): fire Klapper i den proximale Række, Spiralfold, tre distale Klapper. Truncus har en Lævning af den venstre Udbugtning fra Bagenden; den er derhos — ligesom hos den voksne Salamandra — fladere end hos Siredon. I Truncus finder jeg kun 6 Canaler; Bindevævs-Fortykkelserne paa Skillevæggene er endnu tilstede, men mindre udviklede end

hos Siredon; Canalerne Form ligner den voksne Salamanders; den verticale midterste Skillevæg fortsætter sig ligesom hos Siredon længere bagtil end de andre. — Vi finder for kort at resumere det sagte, at nogle af de Forskelle, der findes mellem Siredon og den voksne Salamander, er Larvecharacterer, andre derimod ikke (navnlig Bindevævsfortykkelserne paa Truncusvæggene),

I Caloris »Anatomia dell' Axolotl«<sup>1)</sup> findes nogle Bemærkninger om Conus og Truncus, som det dog næppe vil lønne sig at betragte nærmere her.

#### 4. Menobranchus.

Conus arteriosus er hos dette Dyr temmelig lige (ikke spiralsnoet) og forholdsvis ikke stor; fortil er den ved en Indsnøring skarpt sondret fra Truncus; denne er længere end Conus, derhos bredere, omtrent tøndeformig, fladtrykt; paa det proximale Parti af dens ventrale Side er den forsynet med en svag Længdekøl<sup>2)</sup>.

I det Indre af Conus finder vi de samme to Klaprækker som hos Salamandra. I den forreste Række finder jeg hos ét Exemplar (smlgn. Fig. 9) de sædvanlige fire Klapper, to noget større, to noget mindre; af en af disse har dog et Stykke sondret sig<sup>3)</sup> (se Fig. 9), saaledes at der paa en vis Maade er fem Klapper tilstede. Hos et andet Exemplar fandt jeg i samme Række fem Klapper, af hvilke de to dog var meget smaa. Til en Spiralfold er der ikke i noget af Exemplarerne et Spor at se. — I den distale Række fandtes hos det afbildede Exemplar fem Klapper: tre større, én mindre, én ganske lille. Hos det andet Exemplar,

<sup>1)</sup> Memorie della Acad. delle Scienze di Bologna. Tomo III, 1851, Pag. 311—312, Tab. 24, Fig. 18.

<sup>2)</sup> Huxley giver i den nedenfor citerede Afhandling et godt Billede af Conus' og Truncus' Ydre.

<sup>3)</sup> Smlgn. Triton cristatus.

jeg har undersøgt, var der fire Klapper tilstede, de tre omtrent lige store, den fjerde noget større.

Hvad Klappernes Form angaar, da er Forskellen mellem de to Rækker mindre paafaldende end hos Salamandra, men dog i Hovedsagen den samme: De mere udviklede Klapper i den forreste Række er længere end de i den bageste og forsynede med en Længdekøl; de i den distale Række har meget tynde, tildeels gennembrudte, i Traade opløste Sidepartier (smlgn. Fig. 9). — Conus' Væg er temmelig tynd.

Det bageste Parti af den rummelige Truncus er ligesom hos de foregaaende udelt; den forreste Del er ved to hinanden omtrent vinkelret krydsende Skillevægge delt i fire Canaler (smlgn. Fig. 38); den ene af Skillevæggene er næsten horizontal, den anden vertical, denne fortsætter sig iøvrigt længer bagtil end den anden, saaledes at et Tværnsnit gennem et vist Parti af Truncus viser to ved Siden af hinanden liggende Rum. Skillevæggene mangler ganske saadanne Bindevævsfortykkelser som dem vi fandt hos Siredon. — Af de fire Canaler er de to ventrale mindre end de dorsale; fra disse udgaar de to Kar, der senere kløver sig i den anden og tredje Gællearterie; fra de ventrale udgaar det første Par Gællearterier. De to sidstnævnte Canaler svarer til Afdelingerne I hos Salamandra-Larven; de to andre er uden Tvivl opstaaede ved en Sammensmæltning af Afdelingerne II og III, samt maaske IV, paa hver Side (smlgn. Siren).

Menobranchus' »Bulbus« har alt et Par Gange været Genstand for Undersøgelse.

V. d. Hoeven<sup>1)</sup> siger følgende: Aan den oorsprong van den slagaderlijken stam liggen drie kleine halfmaanswijze klapvliezen, en hoger op onder den bulbus [o: vor Truncus] weder drie dergelijke klapvliezen. In den bulbus zelven is eine vrij uitspringende en stevige plat, waardoor het kanal bijna en twee halfkanalen verdeeld woordt«. Som man ser har Forfatteren set begge Klaprækker — om end ufuldstændig —; ogsaa lidt af Truncus' Bygning har han bemærket.

<sup>1)</sup> Ontleed- en dierkundige Bijdragen tot de Kennis v. Menobranchus, 1867, Pag. 30.

Huxley<sup>1)</sup> har fornylig beskrevet Conus og Truncus. Han stadfæster v. d. Høvens Angivelse om de to Rækker Klapper med tre i hver (hvilket jo er urigtigt) og døber det Afsnit, som indeholder disse — vor Conus — med Navnet Pylangium. »The bulb-like termination of the truncus arteriosus [= Conus + Truncus nobis] . . . is divided into four canals by two septa disposed at right angles to another, and is clearly formed by the coalescence of the aortic arches. It may therefore be termed the »synangium« (Pag. 203)<sup>2)</sup>.

### 5. Proteus.

Conus arteriosus er hos denne Form et lige, nogenlunde cylindrisk, ikke spiralsnoet Rør. Truncus er skarpt afsat, bredere end Conus, omtrent af samme Længde som denne (eller ganske lidt længere), tøndeformig, noget fladtrykt, ligner overhovedet Menobranthus meget; har den samme Længdekøl paa den ventrale Side som hos denne.

Ogsaa her genfinder vi de to sædvanlige Klaprækker i Conus; derimod mangler ligesom hos den nærbeslægtede Menobranthus Spiralfolden. Hos to herpaa undersøgte Exemplarer fandtes i den distale Klaprække de sædvanlige tre Klapper: hos det ene Exemplar (Fig. 10) var dog den ene Klap næsten rudimentær. Hvad den proximale Række angaar, har jeg hos begge Exemplarer fundet en Reduction af det typiske Antal: én Klap var gaaet til Grunde; de øvrige tre er hos det ene Exemplar alle nogenlunde godt udviklede; hos det andet er den ene Klap (se Fig. 10) ganske rudimentær, knudeformig.

Truncus forholder sig hos to herpaa undersøgte Exemplarer forskellig. Hos det ene var endnu kun den verticale Skillevæg, som vi fandt hos Menobranthus, tilovers;

<sup>1)</sup> On the structure of the Skull and of the Heart of Menobranthus lateralis. Proc. of the Zoolog. Soc. of London 1874.

<sup>2)</sup> Huxleys Slutningsbemærkning er ikke uden Interesse: »Throughout the Amphibia these two constituents of the truncus arteriosus are readily distinguishable, though they vary very much in form and proportions, the pylangium being longest in proportion to the synangium in the Anura, shortest in the Peromela«.

hos den anden var ogsaa den horizontale tilstede, men kun i den forreste Ende af Truncus — en meget interessant Variation; det ene Tilfælde ét Skridt længere bort fra Menobran- chus end det andet.

Hyrtl <sup>1)</sup> beskriver Conus og Truncus paa følgende Maade: »Die Aorta entsteht an der rechten Seite der Herzensbasis, läuft eine Linie lang nach vorne, ohne, wie bei den Tritonen . . . eine leise Spiralkrümmung zu bilden. Gleich wenn sie das Herz verlässt, bildet sie eine kleine Ausbuchtung, die ich den ersten Bulbus nennen will . . . Bevor sie den Herzbeutel verlässt, schwillt sie zu einem zweiten Bulbus an [vor Truncus] der mit jenem der Fische übereinstimmt [!]. . . Das Stück der Aorta, welches zwischen dem hinteren und vorderen Bulbus liegt, enthält zwei Reihen halbmondförmige Klappen deren jede aus zwei Klappen besteht. Hvad H. mener med den »første Bulbus«, forstaar jeg ikke. Klappernes Antal er, som man ser, ikke rigtig angivet.

## 6. Siren.

Conus arteriosus (smlgn. Fig. 20) er hos Siren kort, men meget tydelig spiraldrejet. Fortil gaar den over i den omtrent dobbelt saa lange Truncus, fra hvilken den som sædvanligt er skilt ved en Indsnøring. Truncus er lige, kun lidet fladtrykt, paa Undersiden forsynet med en Længdekøl; den er henimod sin bageste Ende noget bredere end Conus, forsynet med en Udbugtning til venstre ligesom hos Siredon.

Hos det eneste Exemplar <sup>2)</sup>, som jeg kunde undersøge, fandt jeg i Conus følgende Forhold (Fig. 8): I den proximale Række var de sædvanlige fire Klapper tilstede, og en af dem løb ud i en Spiralfold; denne er temmelig stærkt udviklet, forholder sig næsten ganske som hos Salamandra. De andre tre Klapper i den proximale Række er temmelig korte (smlgn. Menobran- chus, Proteus), iøvrigt ligesom hos Salamandra forsynede med en tydelig Køl langs Midten; det er værd

<sup>1)</sup> Bericht. ü. d. Bau des Gefäßsystemes von Hypochthon (Med. Jahrb. des Österr. Staates 48, 1844, Pag. 259—60).

<sup>2)</sup> Heldigvis et anseeligt Stykke og fortrinlig conserveret.

at bemærke, at Klappen Nr. 2 ogsaa her afgjort er den mindste. — I den distale Række er der ligeledes fire Klapper tilstede; de er korte og tynde; om det Antal Klapper, som vi finder hos dette Exemplar, tillige er det normale, kan jeg naturligvis ikke afgøre; men jeg anser det rigtignok ikke for usandsynligt, at det er et individuelt Forhold (smlgn. Salamandra, Siredon). — Conus' Væg er ogsaa her temmelig tynd.

Truncus' Bygning vil vi studere paa nogle Tværsnit. Fig. 26 forestiller et Snit gennem Truncus ikke langt fra sammes forreste Ende; man ser her ligesom i de følgende Figurer den (i Tegningen mørkere holdte) muskuløse Truncus-væg, omgivet af en (i Tegningen lysere) af Bindevæv bestaaende Adventitia; man ser endvidere i denne Figur de 6 Afdelinger (betegnede med I, II, III+IV) — én for hver af de udtrædende Kar — og finder tynde muskuløse Vægge mellem dem; i de Vinkler, som disse danner med hinanden ser man dernæst smaa Bindevævs-Puder (*bp*). — Det maa endnu bemærkes, at de smaa Huller, som man ser i den gennemskaarne Længdekøl, er Tværsnit af smaa (Ernærings-) Kar (som man ogsaa paa de følgende Snit genfinder).

Et længere bagtil lagt Snit (Fig. 27) viser de samme Bindevævspuder, kun er de stærkere og har bredt sig videre. — I Fig. 28 er de bleven endnu stærkere.

I Fig. 29, nærmere hen ad Conus til, ser man at Afdelingerne II og III+IV paa begge Sider har forenet sig; dog ser man endnu de muskuløse Skillevægge mellem dem, men de naar ikke mere Truncus' Væg; dernæst bemærker vi, at Bindevævs-Puderne er bleven helt mægtige.

I Fig. 30, endnu længere tilbage, finder vi at Bindevævs-Puderne er bleven endnu langt mægtigere; her naar Skillevæggene mellem I og II heller ikke mere Truncus' Væg. — I Snit nærmere hen mod Hjærtet end dette finder vi endnu kun den mediane Skillevæg tilovers, bedækket med en enorm

Bindevævspude paa begge Sider. — Ganske tæt ved Conus er Truncus' Hulrum som sædvanlig udelt.

Den physiologiske Betydning af disse Bindevævspuder paa Skillevæggene i Truncus kan vel næppe være nogen anden end den at give dem en vis Stivhed; dette er vel ogsaa Grunden til, at de er saa stærkt udviklede bagtil, hvor der kun er en median Skillevæg tilstede, og hvor Muligheden for at denne af Blodstrømmen kunde trykkes til Side og Uregelmæssigheder i Karrenes Fyldning med Blod indtræde, ikke ligger særdeles fjært.

Man lægge vel Mærke til den Lighed, der i flere Henseender findes mellem Siren og Siredon i de her beskrevne Forhold (Bindevævs-Puderne, den mediane Truncus-Væg; Truncus er hos Siredon længere end hos Salamandra og Triton).

Man finder i Litteraturen to Beskrivelser af Conus og Truncus hos Siren, den ene af Owen <sup>1)</sup>, den anden af Léon Vaillant <sup>2)</sup>. Hvad dennes Fremstilling angaar, maa jeg tilstaa, at jeg er ude af Stand til at forstaa den; Owens er bedre, og maa man naturligvis ved en Bedømmelse af samme tage i Betragtning, at den blev skreven allerede i Trediveerne. Paa en nærmere Betragtning af de to paagældende Arbejder tror jeg ikke her at burde gaa ind.

## 7. Rana.

Af denne Slægt har jeg undersøgt Arterne platyrrhina og esculenta; de viste sig, naar jeg undtager et eneste Forhold, ganske overensstemmende.

Hvad det ydre angaar bemærker man den samme Farveforskel mellem den levende Conus og Truncus som hos Salamandra; men Conus ser her mere lige ud end hos Salamandra, og Indsnøringen mellem Conus og Truncus er langt skarpere; derhos er Conus' Overflade noget rynket, Truncus'

<sup>1)</sup> On the Structure of the Heart in the Perennibranchiate Batrachia (Transact. of the Zool. Soc. of London I 1835, Pag. 216).

<sup>2)</sup> Mém. p. s. à l'Histoire anat. de la Sirène lacertine. (Annales d. Sc. nat. Zool. 4. Ser. Tome XIX 1863, Pag. 331).



glat (en Forskel, som man særdeles tydelig ser paa Chrom-syre-Præparater). — At Conus er saa skarpt sondret fra Truncus i det ydre hænger sammen med at Conus' Væg (smlgn. Fig. 13) er langt tykkere end Truncus', medens jeg hos Salamandra ikke har fundet nogen Forskel mellem dem i denne Henseende. — Udvendig bemærkes endnu, at den forreste Del af Truncus er spaltet, dobbel.

I den distale Ende af Conus finder vi de tre sædvanlige Lommeklapper, der ogsaa her er temmelig tynde, brede, uden Længdekøl, altsaa væsenlig som hos Salamandra.

Saa meget desto større er Forskellen i den proximale Del af Conus og i Truncus. De vigtigste Forandringer kan kort sammenfattede udtrykkes paa følgende Maade: Klappen Nr. 4 hos Salamandra er oblittereret; paa den anden Side er Nr. 1 særdeles mægtig udviklet og springer stærkt ind i Conus' Lumen; derhos er endnu den horizontale Skillevæg i Truncus vokset længere bagtil, saaledes at et udelt Rum ganske fattes i Truncus; Klappen Nr. 1 er med Midtpunktet af sin fri Rand vokset fast i Vinklen mellem Conus' Væg og den venstre Ende af den horizontale Skillevægs Bagrand; samme horizontale Skillevæg er dernæst vokset ind i Klappens (Nr. 1's) Hulrum, hvorved denne paa en vis Maade deles i to Klapper, af hvilke den mindre sammen med Klap Nr. 2 sidder ved Indgangen til den, Lungearterierne tilhørende, dorsale Afdeling af Truncus; medens den større Del af Klappen Nr. 1 sammen med Nr. 3 forhindrer Blodet fra den ventrale Afdeling af Truncus (fra Carotiderne og de egenlige Aortabuer) fra at træde tilbage.

Til bedre Forstaaelse af disse tilsyneladende udviklede Forhold vil vi betragte Tværnittene Fig. 14 og 15. Fig. 14 er et Snit lagt gennem Grænsen af Truncus og Conus, *1a* + *1b* er den Klap, der svarer til Nr. 1 hos Salamandra, *2* og *3* svarer til de ensbenævnte hos samme; Nr. 4, som skulde sidde mellem Nr. 1 og 3, mangler; *trs* er Truncus' horizon-

tale Skillevæg, der som man ser deler Nr. 1,  $\alpha$  er det Sted, hvor samme Klap er vokset fast til Skillevæggen og til Conus Væg. — Fig. 15 er et Snit noget længere bagtil; man ser de samme Dele som i Fig. 14; men Klappen Nr. 1 er ikke mere hæftet fast til Væggen paa dette Sted, Snittet har et lignende Udseende som et Snit gennem det tilsvarende Sted hos Salamandra, blot med den Forskel, at Nr. 4 her (hos Rana) fattes, medens Skillevæggen i Nr. 1, Fortsættelsen af den horizontale Skillevæg i Truncus, her er kommen til.

Efter denne Orientation kan vi atter tage fat paa Beskrivelsen.

Klappen Nr. 1 udspringer nøjagtig paa samme Sted i Conus som hos Salamandra, bagtil løber den endvidere ligeledes ud i en Spiralfold. Denne er i Sammenligning med Salamandras noget modificeret. Medens vi hos denne fandt en tynd Liste, som forholdsvis ikke naar dybt ind i Conus' Lumen, træffer vi hos Rana en temmelig tyk Valk, der springer betydelig længere frem i samme. Iøvrigt forholder Spiralfolden sig væsenlig som hos Salamandra: den præsenterer sig som en Fortsættelse af det fortykkede Midtparti af Klap Nr. 1, og den er hæftet paa en lignende Maade til Conus' Væg.

Klappen Nr. 1 er, som ovenfor omtalt, ved en Fortsættelse af den horizontale Truncus-Skillevæg delt i to Afdelinger — dog ikke altid. I et Par Tilfælde har jeg fundet at den omtalte Skillevæg ikke trængte ind i Klappens Hulrum, saaledes at dette i disse Tilfælde var udelt; iøvrigt var Klappen Nr. 1 som sædvanlig med Midtpunktet af sin fri Rand fastvokset til Vinklen mellem Skillevæggens Bagrand og Conus' Væg.

De to andre Klapper (Nr. 2 og 3) frembyder en mindre Interesse. De er bredere end hos Salamandra, — hvilket naturligvis staar i Forbindelse med at Klappen Nr. 4 er falden ud —, Fortykkelsen langs Midten er udvisket (man sammen-

ligne Functionsmaaden: »noduli Arantii« vilde her kun lidet være paa deres Plads); Nr. 2 sidder nøjagtig som hos Salamandra, synes altid at være mindre end Nr. 3.

Klappen Nr. 4 mangler — sædvanligvis. Man træffer nemlig ogsaa her undertiden Spor til de oprindelige Forhold. I Fig. 11 er den forreste Del af Conus af en *Rana platyrrhina* fremstillet udbredt; man ser her en lille bitte Klap, ganske selvstændig, — ikke i noget saadant Forhold til sine Naboer, at det ligger nær at antage, at den kun er en afsondret Del af en af disse — siddende mellem Nr. 3 og Nr. 1. Paa samme Sted har jeg ogsaa paa en Snitserie af Conus af et andet Exemplar af *Rana platyrrhina* opdaget en lille Valk; og endelig — og tydeligst — har jeg fundet denne Klap hos en Larve (Snitserie) af samme Art, hvor den ligesom i det afbildede Tilfælde endnu besad en Klaphuling. — Derimod har jeg ikke fundet den hos *Rana esculenta*, og det hverken hos voksne eller Larver.

*Truncus arteriosus* afviger som alt anført for det første fra Salamandras derved, at den horizontale Skillevæg har fortsat sig længere bagtil. Afdelingen Nr. III er sammensmættet med Nr. IV (smlgn. Afsnittet om Arteriebuerne). Den verticale Skillevæg mellem Afdelingerne Nr. 1 og mellem Afdelingerne Nr. III + IV savnes (den er bleven helt spaltet ved den ovennævnte Kløvning af den forreste Del af *Truncus*). Skillevæggen mellem Carotis- og Aortacanalen (Afdelingerne I og II) paa venstre Side strækker sig længere bagtil end den tilsvarende paa højre Side (smlgn. Fig. 13) og en lav Fold forener den med denne. Den ventrale Afdeling af *Truncus* bliver som man let skønner ved den omtalte Forlængelse af den venstre Skillevæg delvis adskilt i to mindre Afdelinger, af hvilke den højre indeholder Mundingerne af de to Carotis-Canaler og den højre Aorta-Canal, medens den venstre kun bestaar af den venstre Aorta-Canal (smlgn. Fig. 13). Blodets Tilbagetræden fra den højre Afdeling forhindres væ-

senlig af Klappen Nr. 1 a, fra den venstre af Nr. 3; jeg har oftere fundet, at den forreste, tynde Rand af de nævnte Klapper ragede ind i de paagældende Afdelinger af Truncus. — Det er endnu værd at bemærke, at medens Afdelingerne I og II hos Salamandra ligger ved Siden af hinanden, ligger her denne mere over hin (smlgn. Fig. 13).

Det laa udenfor den Opgave, som jeg her havde stillet mig, at studere hele den Udvikling, som Conus gennemgaar. Jeg har dog undersøgt nogle tidligere Stadier med den Mulighed for Øje, at der kunde findes Trin, som stod de hos Urodelerne forhaanden værende Forhold nærmere end Tilfældet er med hvad vi har fundet hos den voksne Frø — og har ogsaa været saa heldig at træffe et saadant.

Jeg har af *Rana esculenta* undersøgt Conus af Larver med mindre eller større Bagben men med Forbenene endnu skjulte i Gællehulen, idet jeg dels simpelthen aabnede Conus og undersøgte den med Loupe eller svage microscopiske Forstørrelser (paafaldende Lys), dels ogsaa studerede Snitrækker. Som alt ovenfor bemærket har jeg hos saadanne Larver ikke fundet nogen fjærde Klap, som man ialfald kunde haabe at finde. Men i en anden Henseende var Undersøgelsen af Interesse; det viste sig nemlig, at Klappen Nr. 1 ikke var fastvoksen til den horizontale Truncus-Skillevæg eller til Conus-Væggen, endvidere at den nævnte Skillevæg ikke var vokset ind i Klappen, men derimod endte med fri Rand foran for samme. Klappen Nr. 1 var mindre end senere, ragede ogsaa mindre dybt ind i Conus' Lumen. Afstanden mellem Nr. 1 og Nr. 3 — hvor Nr. 4 skulde have haft Plads — er større end hos den voksne, hvor de to Klapper proximalt rykker ganske tæt til hinanden. — Som man vil se, er det Forhold, der afset fra Mangelen af en fjærde Klap, minder stærkt om hvad vi kender fra Salamandra.

Fig. 16 skal tjene til at illustrere disse Forhold. Den

forestiller et Snit gennem den forreste Ende af Conus af en saadan Larve; Snittet er set bagfra (omvendt i Forhold til Fig. 14—15). Man ser i Dybden Skillevæggen, der ender ganske frit; man ser endvidere de tre Klapper, af hvilke Nr. 1 udmærker sig ved den stærke Udvikling af den ene Side; man ser, at medens Nr. 1 sidder ganske nær ved Nr. 2, og Nr. 2 atter ved Nr. 3, er Nr. 1 og 3 noget fjærmede fra hinanden; og naar man tager et følgende Snit, er Afstanden mellem disse to Klapper endnu langt større, medens vi da endnu finder, at Nr. 1 og 2, Nr. 2 og 3 sidder ligesaa nær ved hinanden som før.

Det er klart, at de skildrede Forhold hos Larverne fuldkommen bekræfter den ovenfor givne Forklaring af de hos den voksne forefundne Forhold. At Salamandras' fjærde Klap hos Rana virkelig er elimineret og ikke, hvad maaske en eller anden kunde være tilbøjelig til at antage, sammensmæltet med Nr. 1 eller 3, blev allerede derved meget sandsynligt, at man nu og da fandt en fjærde Klap hos Rana platyrhina; og det bliver her yderligere bekræftet ved Afstanden mellem Nr. 1 og 3; og at Klapperne Nr. 1 a + 1 b virkelig kun er én, bliver her fuldkommen klart.

Hos *Bufo vulgaris* har jeg fundet nøjagtig de Forhold, som var typiske for Rana.

Ogsaa Bombinator afviger næppe fra Rana. Jeg noterer, at jeg af den hos Salamandra saa tydelige, hos Rana helt kløvede (og derfor tilsyneladende manglende) verticale Skillevæg mellem de to Carotis-Canaler her forefandt et Spor. Klappen Nr. 4 mangler ogsaa her.

Ranas »Bulbus« er forholdsvis — rigtignok kun hvad det factiske angaar, og dernæst kun Forholdene hos den voksne — ret godt bekendt. Det er navnlig Brücke<sup>1)</sup>, der omhyggelig har undersøgt den. Han

<sup>1)</sup> Beiträge z. vergl. Anatomie und Physiologie d. Gefäss-Systemes. Wiener Denkschr. Math.-Naturw. Cl. 3. Band 1852.



omtaler (Pag. 355) de tre »Semilunarklappen« ved »Ostium arteriosum«. Vor Spiralfold beskriver han som følger: »In demselben [o: i »Bulbus«] befindet sich eine unvollkommene Scheidewand. . . . Dieselbe erstreckt sich durch die ganze Länge des Bulbus [denne Bemærkning er ikke ganske nøjagtig] und hat einen oberen linken angehefteten und einen unteren rechten freien Rand [nogenlunde rigtigt]. Die Ebene dieser Scheidewand ist gewunden, so dass der freie Rand die Figur eines römischen S bildet [S-Formen er dog, som man vil kunne se af min Fig. 13, som er tegnet med Hjælp af Prisma, ikke saa særdeles udpræget]. Die Convexität der vorderen Krümmung dieses Randes ist nach unten und links, die Convexität der hinteren Krümmung nach oben und links <sup>1)</sup> gewendet. Das hintere Ende des freien Randes schliesst sich an die untere linke Seite des Ostium arteriosum, und hier ist die Scheidewand mit der ihr zunächst liegenden Semilunarklappe durch ein äusserst zartes Bändchen verbunden«. Det er formodenlig en af de fine Traade fra Klapperne i den distale Række som har givet Brücke Anledning til denne Bemærkning. »Nach vorn zu breitet sich die Scheidewand in eine häutige Tasche [vor 1 a] aus, welche als Semilunarklappe vor dem Eingange in die Körperschlagadern liegt«. Ogsaa vor Klap Nr. 3 bliver omtalt. Videre skriver han: »Der Eingang in den dritten der Arterienkanäle, welchen ich Canalis pulmonalis nennen will, liegt nach links und hinten vom Septum bulbi und ist mit einem eigenen Paar von Semilunarklappen [1 b og 2] versehen . . . so dass also am oberen Ende des Bulbus im Ganzen nicht drei sondern vier Semilunarklappen [1 a, 1 b, 2, 3] sich befinden«. Som man ser har Brücke — hvad der fra hans blot physiologiske Standpunkt heller ikke godt var muligt — ikke haft Øje for at Klapperne 1 a og 1 b egenlig hører sammen. — Den Figur Brücke giver er ikke god.

Ogsaa Fritsch <sup>2)</sup> har meddelt nogle Bemærkninger over Ranas »Bulbus«, der for en Del er urigtige, for en Del ikke er mig forstaaelige, saaledes at jeg maa give Afkald paa at betragte dem nærmere.

I Sabatiers aandfulde Arbejde, »Études s. l. Coeur dans la Série des Vertébrés« (Montpellier 1873) træffer vi atter en Beskrivelse af Ranas »Bulbus«; i denne, der i det hele ikke afviger særdeles fra Brückes, findes et Par urigtige Bemærkninger, som jeg, da de staar i en saa fortrinlig Bog, ikke kan undlade at omtale. Pag. 15: »L'extrémité antérieure epaissie de la cloison forme le plus souvent un godet, comme l'a décrit Brücke, et c'est au bord de ce godet que vient ordinairement adhérer une des valvules antérieures du bulbe. Mais cette disposition en godet n'existe pas toujours, et on trouve quelquefois une disposition semblable à celle que représente la fig. 1 (Pl. I), c'est à dire que la valvule ne se rattache à la cloison dépourvue de godet que par son angle gauche«. Denne Bemærkning er urigtig; Spiralfolden

<sup>1)</sup> Aabenbart en Skrivefejl for »rechts«.

<sup>2)</sup> Zur vergleich. Anatomie des Amphibienherzens. Müllers Archiv, 1869, Pag. 708—710.

er hos *Rana* altid — som overhovedet hos Amphibierne — en directe Fortsættelse af Klappen Nr. 1. — Endvidere er hans Fremstilling af det ventrale Parti af *Truncus* urigtig; han beskriver (Pag. 19) en »cloison« med »un bord adhérent supérieur et un bord libre inférieur«, aabenbart det bageste Parti af Skillevæggen mellem den venstre Carotis- og Aortacanal (Afdeling I og II); men den har rigtignok ikke nogen bord libre inférieur (eller højst en saadan meget kort ved sin bageste Ende); den Slutning, som Sabatier drager heraf, at nemlig en ringere Quantitet lyst Blod skulde komme ind i den venstre Aortacanal, og som ser meget ingeniøs ud, falder hermed bort. Hans Figurer af Anurernes Conus er ikke gode.

### 8. Pipa.

Pipa har en ganske kort Conus, der, naar man fjærner det løse Bindevæv, der omhyller den, udvendig er skarpt afgrænset fra *Truncus*. — I Conus finder jeg Forhold, der i det hele slutter sig til dem, som vi kender fra *Rana*. I den bageste Klaprække<sup>1)</sup> er der to store og to smaa Klapper tilstede, noget der sandsynligvis maa opfattes som et individuelt Forhold; de to smaa Klapper svarer vel til én af de tre Klapper hos *Rana*. Spiralfolden er i Overensstemmelse med Conus' Korthed, langt kortere end hos *Rana*, bagtil springer den ogsaa mindre stærkt ind i Conus' Lumen. De fire Klapper i den forreste Række, som vi fandt hos *Salamandra*, genfinder vi alle her, og Klappen Nr. 4 kan ingenlunde kaldes rudimentær. Klappen Nr. 1 frembyder de samme Forhold som hos *Rana*, *Truncus*' horizontale Skillevæg er vokset ind i den og Klappen er med Midten af sin fri Rand vokset fast til Skillevæggen og til Conus' Væg. De andre Klapper er korte og brede ligesom hos *Rana*. Den forreste Rand af Klappen 1 a løber til højre skraat op i *Truncus* (naturligvis i sammes ventrale Afdeling); fra Klappen Nr. 3 udgaar, — fra den Del af samme som ligger Klappen Nr. 4 nærmest

<sup>1)</sup> Jeg har undersøgt to Exemplarer af *Pipa*, en Han og en Hun. Præparationen af den sidste mislykkedes delvis, saaledes at Antallet af Klapper kun kunde konstateres paa det andet Exemplar. Iøvrigt stemmer de overens med hinanden.



— en lignende Fortsættelse, den nævnte Forlængelse af Klappen 1 a imøde <sup>1)</sup>). Som en Følge af denne Indretning kan Klappen Nr. 4 kun spille en ringe eller slet ingen Rolle for at forhindre Blodet fra at træde tilbage, og vi finder da ogsaa, at denne Klaps Hulrum kun er yderst lille.

Den uparrede Del af Truncus er i Modsætning til Ranas temmelig lang; den er i hele sin Længde delt af den horizontale Skillevæg. Fortil spalter den sig i to Grene, hver delt i tre Rum ved to Skillevægge (I, II, III + IV). (Hos det ene Exemplar finder jeg en ikke meget fremtrædende Opsvulmning paa hver af de to Truncus-Grene, hos den anden ikke; maaske er det blot noget ganske tilfældigt).

I Pericardet ligger foruden den korte Conus endnu baade den uparrede og ialfald den største Del af den parrede Truncus. Pericardet har fortil en Udposning, der ved en lav Indbugtning er ufuldkommen delt i to Sidehalvdele (smlgn. Fig. 17); indvendig er disse isøvrigt atter delte i flere mindre tildels sammenhængende Smaarum. Udvendig er de ligesom hele Pericardet glatte og deres Yderflade gaar glat over i Arteriebuene. Disse Udposninger, om hvis mulige physiologiske Betydning jeg intet véd, beskriver jeg kun fordi det sandsynligvis er dem, der har givet Meckel <sup>2)</sup>) Anledning til følgende Angivelse: »Bei Pipa . . . schwillt . . . jeder Seitenstamm beträchtlich an, ehe er sich in Körper- und Lungenpulsadern spaltet«. Meckels Fejltagelse er forøvrigt meget let at forstaa; ved første Øjekast troede jeg ogsaa, at det var en Opsvulmning paa Truncus-Grenene, indtil en nærmere Undersøgelse gav et andet Resultat.

### 9. *Coecilia (annulata)*.

Conus arteriosus er hos *Coecilia* meget kort (smlgn. Fig. 49). Fortil er den ved en Indsnøring afgrænset fra Truncus arteriosus, der er temmelig lang; bagtil gaar den uden nogen skarp Grænse over i Ventriklen.

Indvendig finder vi en meget interessant Modification af

<sup>1)</sup> Dette Forhold finder jeg hos begge undersøgte Exemplarer, saaledes at Indretningen sikkert er constant.

<sup>2)</sup> Meckel, System d. vergleichenden Anatomie. Fünfter Theil 1831; Pag. 234.

det Forhold man ellers træffer hos Amphibierne. Der findes nemlig kun én Række Klapper, som næsten indtager hele Conus-Væggen. Hos det ene af de to undersøgte Exemplarer fandt jeg kun tre Klapper, alle godt udviklede; hos det andet (Fig. 18) fandt jeg tre store, en lille og endelig en særdeles ubetydelig femte Klap, der aabenbart var at betragte som et fra en af de andre adskilt Stykke. — En Spiral-fold mangler.

Som man ser er Conus her stærkt reduceret. Spørgsmaalet er nu, om det er den forreste eller den bageste Række, som her er bleven tilbage. Klappernes Form — man betragte navnlig den lille med den bestemt udprægede Midtkøl — gør mig tilbøjelig til den Antagelse, at det er den forreste Række, som vi har for os.

Truncus arteriosus er i sit forreste Parti delt i fire Rum ved to hinanden krydsende Skillevægge, en horizontal og en vertical; af de nævnte fire Afdelinger er de to højre større (videre) end de to venstre — en Skævhed, der som bekendt ogsaa genfindes i andre Organer. De to ventrale Afdelinger svarer til Afdelingerne I og II hos Salamandra, der her paa hver Side er sammensmæltede med hinanden; de dorsale er Canalerne Nr. IV (smlgn. den nedenfor givne Beskrivelse af Arteriebuerne hos Coecilia); de fire Rum her svarer saaledes ingenlunde til de fire Rum hos Menobranchus. Bagtil fortsætter den verticale Skillevæg sig tydelig længere end den horizontale; et Parti af Truncus er derfor som man vil forstaa delt i to ved Siden af hinanden liggende Rum, af hvilke naturligvis atter det højre er større end det venstre. Helt bagtil smelter ogsaa disse to sammen til den sædvanlige korte udelte Truncus-Afdeling.

Om Coecilernes »Bulbus« foreligger der flere Angivelser. Rathke <sup>1)</sup> omtaler den kun ganske kort.

<sup>1)</sup> Bemerkungen über mehrere Körpertheile der Coecilia annulata. Müllers Archiv 1852, Pag. 353.

Stannius <sup>1)</sup> udtaler sig som følger: »Ein langer musculöser Bulbus an dessen Ausgangsstelle ein Klappenapparat liegt, beginnt eng und erweitert sich später. Die vordere Hälfte dieses Hohlraumes ist durch ein queres Septum, dessen hinterer Rand frei ist, in zwei Räume getheilt, in einen oberen oder dorsalen und in einen unteren oder ventralen.« At der er to hinanden krydsende Skillevægge tilstede, har Stannius overset; de andre Bemærkninger er rigtige, saa vidt de gaar.

Endelig har vi Angivelser af Wiedersheim <sup>2)</sup>. Han omtaler en »Aufreibung, in welcher wir den schon bei den Fischen i weitester Verbreitung vorkommenden Bulbus arteriosus wieder erkennen [sic!]. Er ist von dichten Ringmuskelfasern umsponnen, und in seinem Innern finden wir zwei Reihen von taschenförmigen Klappen, deren ich im Ganzen sechs zähle, immer zwei übereinander . . .«. Denne Angivelse, at der i den nævnte »Aufreibung« (Conus) skulde findes to Rækker Klapper, maa jeg bestemt modsige; Wiedersheim har ligesom jeg haft Siphonops for sig, og for den kan jeg med fuldstændig Sikkerhed paastaa, at den kun er forsynet med én Række; desuden har han studeret Epicrium, og det er jo muligt, at den ovenfor citerede Angivelse refererer sig til dette Dyr alene og at det virkelig har to Rækker Klapper — noget jeg dog ikke anser for aldeles sandsynligt. — Skillevæggene i Truncus omtales rigtig, men dens Skævhed synes Forfatteren at have overset.

#### 10. Almindelige Bemærkninger om Conus og Truncus hos Amphibierne; disse Organers Forhold til de homologe hos Ceratodus; physiologiske Bemærkninger.

I det foregaaende har jeg skildret en Række Coni og Trunci, Organer, der indenfor den lille Amphibie-Gruppe optræder med ingenlunde ganske smaa Modificationer. — Vi vil nu gaa over til en Sammenligning mellem dem og de Organer, som vi hos Dipnoerne, særlig Ceratodus, betegner med samme Navn; en Sammenligning, der i flere Henseender synes at frembyde Interesse.

Hos Ceratodus <sup>3)</sup> fandt jeg, hvad nu først Conus an-

<sup>1)</sup> Handbuch d. Zootomie von v. Siebold und Stannius. Zw. Aufl., Zweiter Theil, Zweites Buch. 1856, Pag. 222.

<sup>2)</sup> Anatomie der Gymnophionen, 1879; Pag. 78—80.

<sup>3)</sup> Smlgn. min Afhandling i 6. Bind af »Morphologisches Jahrb.« »Ü. Conus etc. bei Ceratod. u. Protopt.«

gaar, Forhold som kort kan sammenfattes paa følgende Maade. Conus var spiralsnoet og det saaledes, at Spiralens Akse var en i Conus-Væggen liggende Linje; Aksen var dernæst omtr. paa Midten ligesom knækket, noget der naturligvis ogsaa havde Indflydelse paa hele Conus' Form. Langs Aksen fandt vi i Conus en Række af 8 Klapper, af hvilke de 6 bageste sprang stærkt ind i Conus' Lumen; hele Rækken kaldte vi Longitudinalfolden. I den forreste Ende af Conus var der to Tværrækker af Lommeklapper, fire i hver; to af disse 8 Klapper tilhørte tillige Longitudinalfolden. I Midten af Conus var der et Parti, hvor der ingen Tværrækker af Klapper var tilstede; i samme bageste Ende traf vi igen nogle saadanne.

Lad os nu gaa ud fra en saadan Conus, hvis Akse dog er uden Knæk. Lad os forestille os, at Longitudinalfolden bestaar, medens de øvrige Klapper reduceres saa vidt, at kun den forreste og den bageste Tværrække bliver tilovers. Vi vil endvidere tænke os, at Longitudinalfoldens 7 forreste Klapper smelter sammen til en Fold, saaledes at kun den forreste af dem endnu præsenterer sig som Klap, medens de 6 andre paa en vis Maade kun ser ud som et Appendix til samme; lad os saa tænke os, at den aattende, bageste Klap synker ned til samme Rang med de andre i samme Tværrække, at den ikke mere træder særlig frem i Røret, lad os endelig tænke os den hele Conus betydelig forkortet — og vi har de væsentligste Træk af Salamandras Conus.

Den her givne Forklaring er Resultatet af en nøjagtig og directe Sammenligning mellem Salamandras og *Ceratodus*' Conus. Spiralfolden gaar — naar vi afser fra det Forestillingen rigtignok noget vanskeliggørende Knæk hos *Ceratodus* — paa samme Maade langs Conus' Væg hos begge Former, idet den begynder fortil til højre; men idet Spiralfolden hos Salamandra bliver lavere bagtil og den sidste Klap slet ikke mer er optaget i den, bliver Resultatet rigtignok paa en vis

Maade et fra *Ceratodus* meget afvigende, og Spiralfolden hos *Salamandra* præsenterer sig som et meget ufuldstændigt Septum i Conus' forreste Parti. — Den store Lighed, som der findes mellem den forreste Række Klapper hos *Ceratodus* og den tilsvarende hos *Salamandra* baade hvad Form og Tal angaar, er et Moment, som naturligvis just ikke er af samme Værdi som Spiralfoldens Forhold men dog er en for Sammenligningen ikke ganske uvigtig Kendsgerning. Trods al Forskel finder vi saaledes en betydelig Overensstemmelse mellem Conus hos *Salamandra* og hos *Ceratodus*; en mindre derimod mellem *Salamandra* og *Protopterus*<sup>1)</sup> (*Lepidosiren*); med andre Fiske har *Salamandra* derimod i Conus kun ganske fjærne Berøringspunkter.

Det er herefter endvidere klart, at den Conusform, som vi finder hos *Salamandra*, *Amblystoma* (*Siredon*), *Siren* og vel hos mange flere, er at opfatte som den primitivere, hvis da ellers den fremhævede Lighed mellem *Salamandras* og *Ceratodus'* Coni ikke er en blot Analogi, hvad der ikke synes rimeligt; medens derimod de Former, vi træffer hos *Menobanchus* og *Proteus*, endnu mere den vi fandt hos *Coecilia*, er at betragte som reducerede, som Tilbage-skridt. — Forholdet mellem Anurernes og *Salamandras* Conus er alt ovenfor udførlig skildret.

Kaster vi et Blik tilbage paa de her udviklede Betragtninger, kan vi kort sammenfatte dem paa følgende Maade: Den typiske Form for Amphibiernes Conus er et spiralsnoet Rør med en Tværrække af Klapper ved hver Ende; en af Klapperne i den forreste Række fortsætter sig i en Fold, hvis Tilhæftningslinje er Spiralens Akse og som er opstaaet af sammensmæltede Klapper. Fra denne Typus kan man paa den ene Side aflede den højere udviklede Conus hos Anurerne, paa den anden Side de reducerede hos (*Triton*), *Menobran-*

<sup>1)</sup> Smlgn. min Afhandl. om Hjertet etc. hos *Cerat.* og *Protopterus*.

chus, Proteus, Coecilia; Reductionen bestaar i en Udviskning af Spiralen, saaledes at et simpelt cylindrisk Rør resulterer, endvidere i en Opløsning eller fuldstændig Forsvinden af Spiral-folden; endelig i en fuldstændig Elimination af den ene Række Klapper og dermed sammenhængende Forkortning af Conus.

Førend jeg gaar over til Truncus, vil jeg endnu kun sige et Par Ord om Klappernes Antal. Typen er: 4 Klapper i den forreste Række, 3 i den bageste. Men hyppig finder vi individuelle Afvigelser, Tallet bliver forøget <sup>1)</sup>; hos Menobran-chus synes dette endog, saafremt man kan opstille en Regel paa to Exemplarer, at være det sædvanlige. Denne Forøgelse har, som vi i nogle Tilfælde saa, sin Grund i en Kløvning af én Klap i to; i andre Tilfælde kunde noget saadant ikke eftervises, og man har da her Valget mellem at antage, at der dog ligger en Kløvning til Grund derfor eller at Forøgel-sen er et atavistisk Phænomen; jeg er tilbøjelig til hin An-tagelse. — Interessant er det, at den største Variation i Klap-pernes Tal og Form optræder hos de Former, der i det hele og ikke mindst i Karsystemet — vi kommer senere tilbage hertil — præsenterer sig som tilbageskredne (Menobran-chus, Proteus, Coecilia); ligesom jeg hos Ceratodus og Protopterus fandt, at de smaa, temmelig functionsløse Klapper i Truncus' bageste Parti dels var i livlig Kløvning dels ifærd med at smelte sammen.

Ceratodus' Truncus er et særdeles kort simpelt Rør, fra hvis forreste Ende Gællearterierne udspringer. Lader vi disse et kort Stykke smelte sammen med hinanden, dog saaledes at deres Lumina endnu bestandig er indbyrdes adskilte, og tænker vi os et Tværsnit heraf (smlgn. Fig. 11 i min Ceratodus-Afhand-ling), faar vi et Billede, der nøje svarer til et Tværsnit af det delte Parti af en Salamandra-Truncus med 8 Canaler; vi fin-der den samme gensidige Lejring af de enkelte Dele; kun er

<sup>1)</sup> Sjældnere er en Forringelse (Rana, Proteus).



de enkelte Canalers Caliber mere uens hos Salamandra. — Denne Betragtning lærer os, at Navnet Truncus strængt taget ikke passer paa det af os saaledes betegnede Bygningsselement hos Salamandra og de andre Amphibier; det er kun det lille udelte bageste Parti af samme, som egentlig fortjener Navnet, d. v. s. svarer til Fiskenes Truncus. Den viser os endvidere, hvor nær ogsaa i dette Punkt Amphibierne staar Ceratodus; hos ingen anden Fiskegruppe end hos Dipnoi finder man, saa vidt jeg véd, noget lignende. Den lærer os endelig, ifald da hin Overensstemmelse er mer end en Analogi, at de »Truncus«-Former (vi vil for Simpelheds Skyld dog bevare dette Navn), som vi finder hos Perennibranchiaterne, ingenlunde kan gælde for primitive, tværtimod afgjort staar de tilsvarende Dele hos Ceratodus fjærnere end Tilfældet er med Salamandras Truncus; man lægge vel Mærke til dette Punkt, hvortil vi forresten senere vender tilbage.

Hvorvel vor Opgave her først og fremmest er en morphologisk, kan vi dog ikke slutte dette Afsnit uden at kaste et Blik paa Conus' og Truncus' physiologiske Forhold.

Mechanismen i Hjærtet (og Conus) hos Amphibierne er hidtil kun studeret hos Rana (og Bufo). Her er den rigtig nok til Gengæld ogsaa bleven behandlet saa meget desto omhyggeligere, navnlig af Brücke og Sabatier i deres ved Beskrivelsen af Ranas Conus citerede smukke Arbejder. Hin har givet én Fortolkning af sine sikkert i det væsentlige rigtige Iagttagelser, en Fortolkning, der som Sabatier bemærker maa betegnes som »ingénieuse« og »séduisante«; denne har indgaaende kritiseret Brückes Tydning og i dens Sted opstillet en anden, der, forekommer det mig, maa betegnes som langt simplere og bedre svarende til de





temps de s'écouler sous l'influence de la contraction des parois artérielles. Les troncs pulmonaires se vident ainsi presque entièrement, et le début d'une nouvelle systole ventriculaire trouve le système pulmonaire presque vide et dans un état de tension si faible, qu'il est apte à donner facilement accès au sang noir que lance dans le bulbe le premier moment de la systole«.

Saaledes er altsaa Forholdene hos Rana efter Sabatiers meget sandsynlige Tydninger. Idet vi vender os til den af de tidligere ikke behandlede Salamandra, bemærker vi, at Spiralfolden her langt fra har den Udviklingsgrad som hos Rana og vel næppe, selv naar Conus er sammentrukket, nogensinde kan naa Conus-Væggen med sin Rand; allerede hermed er det givet, at der ogsaa af Blodet fra Ventriklens venstre Side maa gaa noget ind i Lungearterierne. Endvidere fortsætter Truncus' horizontale Skillevæg sig ikke saa langt bagtil som hos Rana, saaledes at der i det distale Parti af Truncus atter finder en Blanding af det Blod Sted, der er dirigeret til Lungearterierne, og af det, der er dirigeret til Carotiderne og Aorta; Sondringen af de to Blodarter er saaledes en yderst ufuldkommen. — I bedste Overensstemmelse med dette Resultat: at Spiralfolden kun er af ringe Værd hos Salamandra, staar den tidligere anførte Kendsgerning, at den hos Triton kan reduceres eller ganske mangle. — Spiralfolden hos Siren, der, som man af Fig. 8 vil kunne se, er ganske godt udviklet, synes at være uden nogensomhelst Betydning; ti om vi ogsaa foreløbig afser fra, at det synes meget tvivlsomt, om Dyret overhovedet benytter sine Lunger som Respirationsorganer <sup>1)</sup>, saaledes at det altsaa ogsaa bliver tvivlsomt, om der overhovedet træder gennemaandet Blod ind i venstre Atrium, saa er det dog under alle Omstændigheder temmelig indlysende, — man

<sup>1)</sup> Smlgn. sidste Afsnit (C, 1).

sammenligne Tværsnittene af Truncus, Fig. 26—30 — at om der end skulde foregaa en vis Sondring af Blodet i Conus, vil det dog paa Grund af Truncus' Bygning atter blive grundig blandet. — Jeg vil isøvrigt i et følgende Afsnit atter faa Lejlighed til med nogle Ord at komme tilbage til Spørgsmaalet om Sondringen af to Blodarter hos Amphibierne.

---

## B. Arteriebuerne.

### 1. Salamandra.

#### a. Larverne.

Førend vi gaar over til Beskrivelsen af Gællekarrene, vil vi først betragte Gællerne og Gællebuernes øvrige Udstyr.

Der findes paa hver Side fire Gællespalter, én mellem Hyoidbuen og den første Gællebue, én mellem første og anden Gællebue, mellem anden og tredje, mellem tredje og fjerde. Paa den indre Rand af første Gællebue findes en Række bagtil rettede, ikke meget talrige, korte Processer <sup>1)</sup>, homologe med de saakaldte »gill-rakers« hos Ceratodus og Protopterus; paa den anden Bue findes to saadanne Rækker, af hvilke de i den forreste Række er rettede forud og griber ind mellem dem paa første Gællebue; de i den bageste Række er rettede bagud. Paa tredje Gællebue findes ligeledes to Rækker gill-rakers, der forholder sig ligesom de paa anden Bue; paa fjerde Gællebue er der kun én Række tilstede; Processerne, der danner denne Række, er naturligvis rettede forud og griber ind mellem dem i den bageste Række paa tredje Bue.

Paa den bageste Rand af alle fire Gællebuer sidder en

<sup>1)</sup> Disse Processer bestaar ikke af Brusk men derimod af en særegen rigid Modification af det fibrillære Bindevæv. Man finder en fast, gennemsigtig Grundsubstans med smukke Kærner og sparsomme fine Fibriller; Bruskceller mangler derimod ganske, og Processerne er ikke Forlængelser fra de bruskede Gællebuer.

tynd Hud-Lamelle, som vi vil betegne som Gælle-Pladen; og paa den øverste Ende af hver af de tre første Buer finder vi en Gælle.

Fra Hyoidbuen udgaar en temmelig tyk og stærk Hudfold, der under Halsen er forenet med sin Nabo; denne Fold kan man ret vel betegne som Gællelaaget, Operculum, da den aabenbart er homolog med det Organ, som vi betegner saaledes hos Ganoider (Dipnoi) og Teleostier; det dækker her for største Delen Gællepladerne, medens Gællerne derimod er ganske ubedækkede.

For at være sikre paa at have ganske ubeskadigede Gæller for os, vil vi først betragte Gællerne hos endnu ikke ganske fuldbaarne Larver, som lige er udtagne af Uterus. Paa en kort Stamme sidder to Rækker lange smalle Blade, hvis ene Flade er vendt opad (og noget henimod Stammen), den anden nedad (og noget udad, bort fra Stammen)<sup>1)</sup>; Bladene sidder altsaa ikke fuldkommen vandret, men lidt skraat, i forskellig Grad (Stammen holdt lodret); Stammen terminerer sædvanligvis i et lignende Blad; Bladenes Spidser er rettede bagtil og udad (i Forhold til Gællens Akse). — Saa snart man sætter saadanne af Uterus udtagne Larver i Vand, bemærker man, at Gællebladene allerede i Løbet af et Par Timer forringes betydelig i Længde og i Harmoni hermed finder vi ogsaa senere istedenfor de lange Gælleblade hos Uterus-Larverne temmelig korte Blade, men forresten — naar da Gællerne ikke, hvad rigtignok meget hyppig er Tilfældet, eller maaske endog er Reglen, er lemlæstede ved ydre Indgreb — Forhold, der ganske ligner de nys beskrevne<sup>2)</sup>. —

<sup>1)</sup> Altsaa omtrent som Straalerne paa en Fér.

<sup>2)</sup> At Gællebladene hos Larverne i Uterus er saa lange — hvilket var Rusconi gaadefuldt — er let at forstaa, naar man tager de ugunstigere Respirations-Betingelser, som hersker i Uterus, i Betragtning. (Som et analogt Phænomen, betinget af lignende Forhold, kan man opfatte de traadformige Førlængelser af Gællebladene hos Selachier-Embryoner, de saakaldte »ydre« Gæller).

Det bør endnu bemærkes, at den første Gælle er den mindste, den sidste den største,

Vi vil dernæst gaa over til at skildre de os her interessende Kar (smlgn. Fig. 31).

Fra Truncus arteriosus udgaar til hver Side fire Kar, den første — tredje Gællearterie og den fjerde Arteriebue (1 a — 3 a, 4); den tredje Gællearterie er ikke, saaledes som hidtil fremstillet, et Stykke sammensmættet med den fjerde Arteriebue; de udgaar tvertimod hver for sig fra Truncus (noget der forresten allerede følger af de i forrige Afsnit fremstillede Kendsgjerninger); det ser rigtignok ud som om de i Truncus' Nærhed var forenede, naar man betragter Dyret fra neden og alle Kar ligger uforstyrrede; ti i denne Stilling er den mediane Del af fjerde Bue dækket af den tilsvarende Del af tredje Gællearterie; i min Figur er de kunstig rykkede ud fra hinanden, — De tre Gællearterier er omtrent lige stærke, den fjerde Arteriebue er derimod i sin største Længde et temmelig svagt Kar; alle fire Kar forløber temmelig tæt op ad Gællebuernes Bagrand, henholdsvis af første, anden, tredje og fjerde Gællebue.

De tre Gællearterier gaar til de respective Gæller og afgiver Grene til disse paa en Maade, som nedenfor vil blive skildret; i hver Gælle findes en Gællevene foran Arterien (Gællerne holdte opret).

Ved Udtrædelsen af Gællerne forholder Gællevenerne sig noget forskellig. Den første (1 v) deler sig i to Grene, der er nogenlunde lige stærke. Den ene af disse, Carotis externa (ce) løber omtrent parallelt med den første Gællearterie, men i modsat Retning, langs den indre Side af første Gællebue, altsaa foran Gællearterien; Carotis externa staar i Forbindelse med denne ved fine Tvær-Anastomoser (x), hvis Tal er forskelligt, der undertiden deler sig, undertiden atter anastomoserer med hinanden. — Den anden Gren, der mere optræder som en directe Fortsættelse af Gællevenen,

løber under Basis cranii, først indefter (henimod Medianen), bøjer sig dernæst og løber fremefter som Carotis interna (*ci*).

Den anden Gællevene deler sig ligeledes ved Udtrædelsen af Gællen i to Grene. Den ene af disse (*y*) er ganske tynd; den løber ganske tæt langs den øverste Del af anden Gællebues Bagrand, imellem denne og Gællearterien, der her oppe ikke ligger ganske tæt op ad Gællebuen; ligesom Carotis externa paa første Gællebue ligger *y* altsaa foran Gællearterien. Efter et hvad Længden angaar noget forskelligt Forløb munder den i Gællearterien, danner saaledes en Anastomose mellem Gællevene og Gællearterie; mellem den og anden Gællearterie findes sædvanligvis flere lignende smaa Anastomoser som mellem Carotis externa og første Gællearterie. — Den anden af de Grene, hvori anden Gællevene deler sig, er betydelig stærkere og optræder ligesom den tilsvarende Gren af første Gællevene som en umiddelbar Fortsættelse af den paagældende Gællearterie; den løber under Basis cranii, indefter.

Den tredje Gællevene forholder sig paa en lignende Maade som anden. Den tynde Gren, *z*, der fungerer som Anastomose mellem tredje Gællevene og Gællearterie, er her noget kortere end den tilsvarende (*y*) paa anden Gællebue; endvidere maa jeg bemærke, at jeg her ikke har fundet saadanne smaa Anastomoser som mellem *y* og 2. Gællearterie. Den stærkere af de to Grene, hvori tredje Gællevene deler sig — vi vil uden videre kalde den tredje Gællevene — løber paa en lignende Maade som det tilsvarende Stykke af anden Gællevene.

Den fjerde Arteriebues Forløb vil vi tilsidst betragte.

Den tredje Gællevene forbinder sig, efter kort iforvejen at have forenet sig med den fjerde Arteriebue, med den anden Gællevene. Den saaledes dannede stærke Stamme løber videre indefter; paa det Sted hvor første Gællevene har sit

Knæk og begiver sig paa Vej fremefter som Carotis interna, findes der en kort men stærk Anastomose mellem første Gællevene og den nævnte Karstamme. Denne forløber nu videre indefter som Aortarod, bøjer sig, løber i en Bue indad og bagud og forener sig med den tilsvarende fra den anden Side til Aorta.

I Gællerne er Kar-Forløbet følgende. Som alt sagt ligger Gællevenen foran Gællearterien. Denne afgiver nu Grene til Gællebladene, saaledes at hvert Blad faar sit Kar, der afgaar enten directe fra Arterien eller fra stærkere Grene, der udspringer fra samme. Langs den Rand af Bladene, der i Forhold til Gællens Akse maa betegnes som den indre, løber deres Arterie, langs den ydre deres Vene, forbundne med hinanden ved et rigt Anastomose-Net. Bladenes Vener gaar enten directe til Gællevenen, eller Venerne fra nogle Blade samler sig først og munder dernæst i Fællesskab i Gællevenen; det sidste er det sædvanlige.

Den physiologiske Betydning af Anostomoserne ( $x, y, z$ ) mellem Gællevenerne og Gællearterierne er aabenbart den, ved Forstyrrelser i Kredsløbet i Gællerne — og saadanne vil oftere paa Grund af Gællernes ubeskyttede Tilstand finde Sted — at lede Blodet fra Gællearterien directe over i Gællevenen.

Karrene i den tynde Plade paa Bagranden af Gællebuerne — Gællepladen — fortjæner ogsaa en kort Betragtning. Da de i den fjærde Gælleplade forholder sig noget anderledes end i de tre første, vil vi først betragte disse.

I Gællepladerne paa de tre første Gællebuer findes et temmelig rigt Karnet. Dette staar i Forbindelse med Karrene i Mundhulen; navnlig har jeg fundet en saadan Sammenhæng med Karrene i sammes Gulv. Men desuden har Karrene i de nævnte Plader indgaaet andre Forbindelser, paa den ene Side med de respective Gællearterier, paa den anden Side med Gællevenerne. Denne Forbindelse, navnlig med Gællearterien, maa jeg betragte som constant, om end ikke

alle mine Præparater viser den (hvilket kan skyldes ufuldstændig Injection etc.), og det synes herefter sikkert, at vi maa tildele de nævnte Plader en Plads som et, om end underordnet, Led af Gælleapparatet.

Denne Gællepladens Betydning som Gælle genfinder vi paa fjærde Bue, og det ganske bestemt udtalt. Naar den fjærde Arteriebue har løbet et Stykke langs Gællebuen (Fig. 35), opløser den sig i et Antal Kar og danrer et Net, som atter samler sig ved Buens øverste Ende. Det er herefter urigtigt, naar det hidtil er blevet fremstillet saaledes, som om den fjærde Arteriebue i sit hele Forløb var et simpelt Kar; der løber rigtignok ogsaa paa det Stykke, hvor den er opløst, et Kar langs Randen af den bruskede Gællebue, hvilket paa en vis Maade præsenterer sig som en Fortsættelse af den fjærde Arteriebue; men det er (altid) langt svagere end Arteriebuen forresten og kun at betragte som et underordnet Led af det nævnte Rete mirabile. Iøvrigt staar Karnettet i Forbindelse med Gællepladens øvrige Kar og disse atter med Karrene i Mundhulens Gulv (smlgn. Fig. 35).

Efter at den fjærde Arteriebue har forladt sin Gællebue, løber den et Stykke videre og forener sig sluttelig med den tredje Gællevene tæt ved det Sted, hvor denne forener sig med den anden Gællevene. Det maa bemærkes, at fra det Sted ( $\alpha$ ), hvor den fjærde Arteriebue afgiver Pulmonalarterien, og til det Sted ( $\beta$ ), hvor den forbinder sig med den tredje Gællevene, er den langt stærkere end før. Man kunde beskrive det saaledes, at Pulmonalarterien afgik fra tredje Gællevene og paa Vejen optog fjærde Arteriebue i sig; og det kan virkelig heller ikke betvivles, at Strømretningen i det med  $\alpha$ — $\beta$  betegnede Stykke af fjærde Arteriebue er den omvendte af den i den øvrige Del af Buen; og hermed er det fremdeles givet, at Lungearterien hos Larverne faar den overvejende Del af sit Blod fra tredje Gællevene.



Førend vi afslutter denne Beskrivelse, bemærker vi endnu, at der langs den indre (forreste) Rand af Gællebuerne løber et tyndt Kar, som forøvrigt ikke staar i nogen Forbindelse med Gællekarrene og vel blot er at opfatte som Næringskar for »gill-rakers«. Vi omtaler det kun, fordi vi hos andre Amphibier genfinder det i mærkelige Forbindelser.

Hos en Larve (som vi kan betegne som Stadium Nr. 2), hvor Gællerne endnu er bladede, men paa den anden Side stærkt »indskrumpne«, ligesom ogsaa Gællespalterne er bleven betydelig indsnævrede, viser sig følgende Forhold. Den anden Gællearterie er allerede nu stærkere end de øvrige, om end ikke i nogen fremtrædende Grad; ogsaa den fjerde Arteriebue fra Truncus til  $\alpha$  er bleven stærkere, men den er dog endnu lidt svagere end den tredje; i det opløste Parti af fjerde Arteriebue optræder det langs den bruskede Bue forløbende, tidligere tynde Kar som det stærkeste; Partiet  $\alpha$ — $\beta$  af samme Arteriebue er nu svagere end den øvrige Del (tidligere omvendt): Lungearterien er allerede nu den største Portion af sit Blod fra den fjerde Arteriebue; alle tre Gællearterier ligesom ogsaa den fjerde Arteriebue er bleven noget kortere end før. Af Anastomoserne mellem første Gællearterie og Carotis externa er nogle bleven stærkere; ogsaa  $y$  og  $z$ , ligesom et Par af Anastomoserne mellem  $y$  og anden Gællearterie er bleven stærkere. Men paa den anden Side viser de Partier af Gællearterierne og Gællevenerne, som ligger ovenfor Anastomoserne, sig endnu temmelig stærkt fyldte med Injectionsmasse, ligesom ogsaa denne tildels er trængt ind i de mindre Gællekar.

Hos en Larve paa et følgende Udviklingstrin (Stadium

Nr. 3, Fig. 32), hvor Gællerne er bleven til rudimentære Stumper, finder vi videre Forandringer. Den anden Arteriebue — vi kan nu ikke mere tale om Gællearterie og Gællevene — er tydelig stærkere end de øvrige. Den Del af fjærde Bue, som ligger mellem Truncus og  $\alpha$ , er nu i det mindste lige saa stærk som den tredje Bue; af det tidligere Rete mirabile ser man kun en ubetydelig Rest. Paa første Arteriebue ser vi i nærværende Tilfælde to stærke Anastomoser udviklede; men Antallet af Anastomoser, som udvider sig, kan forevrigt variere: paa den anden her ikke afbildede Side af samme Præparat synes der kun at være én tilstede, og hos et andet Exemplar paa samme Stadium finder jeg, at der paa den ene Side endog har holdt sig tre Anastomoser. Paa anden Arteriebue ser vi, at  $y$  — samtidig med at den har forkortet sig — har udvidet sig saa stærkt, at én sammenhængende Arteriebue er kommen istand. Et lignende Forhold findes paa tredje Arteriebue. Af de oven- (uden-) for Anastomoserne liggende Dele af Gællearterierne er der endnu kun svage Spor tilstede ( $1v'$ ,  $1a'$ ,  $2a'$ ,  $2a'$ ,  $3v'$ ). Som man ser er Karbuerne, i Sammenligning med den egenlige Larves (Stadium Nr. 1), betydelig forkortede. Det bør endnu bemærkes, at der fra  $\alpha-\beta$  udgaar flere smaa Kar, som jeg ikke har fundet hos Larverne. — (I Fig. 33 har jeg afbildet et Stykke af anden Arteriebue af et andet Exemplar paa et lignende Udviklingstrin; her har foruden  $y$  endnu to af de mindre Anastomoser ( $y_1, y_2$ ) holdt sig og udviklet sig).

Hos en Larve, der endnu har udviklet sig lidt videre (Gælestumperne er ganske rudimentære), er den tredje Arteriebue tyndere end den fjærde, og Anastomosen mellem den første Bue og Aortaroden er ligeledes bleven tyndere; paa fjærde Bue er der intet Rete mirabile mere; derimod findes paa første Bue tydelige Lævnings af Gællekarrene.

## b. Den voksne Salamandra.

Hos den voksne træffer vi Forhold, der nøje slutter sig dem i det sidste beskrevne Stadium. Vi vil gaa ud fra Fig. 34, som er tegnet efter en ung, 7 Ctm. lang Salamander <sup>1)</sup>).

Af den oprindelige Ensartethed, som de tre første Arteriebuer viste, er der næppe Spor mere tilbage. Den anden Bue er bleven til et meget stærkt Kar, den første til et temmelig svagt; den tredje er paa den ene Side omtrent saa stærk som den første; men paa den anden Side er den derimod ganske tynd. Den fjerde Arteriebue er fra Truncus til  $\alpha$  stærkere end den første Bue (Carotis); men Stykket  $\alpha-\beta$  er tyndt og afgiver nogle Grene til Nabopartierne, tildels til Huden. Fra Pulmonalarterien ser man flere Grene afgaa; de forgrener sig i Ösophagus' Væg og i Mavevæggen, ja én Gren fra hver Pulmonalarterie gaar hen over den dorsale Side af Truncus for at forgrene sig i Pharynx <sup>2)</sup>. — Anastomosen mellem første Bue og Aortaroden mangler. — Man ser endvidere, hvorledes den fjerde Arteriebue først gaar bag (d. v. s. ovenover) den tredje, denne atter bag den anden i Nærheden af Truncus. I Overensstemmelse med den i Anmærkningen angivne Præparationsmethode er det naturligvis bestandig de indre Contourer af Kårrene, eller Injectionsmassens Grænser, man ser, hvorfor ogsaa Truncus præsenterer sig dybt spaltet.

Om den tredje Arteriebue hos den voksne Salamander bemærkes endnu følgende. Den varierer stærkt; i nogle Tilfælde var det mig ikke muligt at finde den, end ikke naar jeg med Omhu udpræparerede hele Apparatet og undersøgte det microscopisk; jeg slutter heraf, saa vel som af

<sup>1)</sup> De injicerede Arteriebuer udpræpareres i Sammenhæng, udbredes, lægges nogle Minuter (eller længere) i Alcohol, klares dernæst med Nellikeolje og opbevares i Canadabalsam som microscopisk Præparat; man erholder paa denne Vis fortrinlige Oversigtsobjecter.

<sup>2)</sup> I det Præparat, der ellers ligger til Grund for Figuren, var Lungearteriernes Ösophagealgrene afrevne; jeg har derfor indført dem i Figuren efter et andet Præparat.



Kendsgerninger der er opførte ved Beskrivelsen af *Truncus*, at den tredje Arteriebue ganske kan mangle. Jeg har undersøgt et Individ, hvor den var tilstede paa den ene Side som et tyndt Kar, medens den paa den anden Side manglede; den kan ogsaa paa begge Sider være tilstede meget tynd. I ét Præparat var den paa den ene Side stærk <sup>1)</sup>, paa den anden Side ganske tynd; i et andet Præparat var endelig den tredje Bue paa begge Sider et stærkt Kar.

Som alt omtalt fandt jeg hos den unge Salamander, hvis Arteriebuer er afbildede i Fig. 34, ingen Forbindelse mere mellem første Arteriebue og Aortaroden; og ligedan er det trods al anvendt Møje gaaet mig med alle de udvoksne Salamandre jeg har undersøgt. Kun én Gang har jeg hos et ungt Dyr — som dog var større end det, hvis Arteriebuer er afbildede i Fig. 34 — fundet en tynd Anastomose. Efter disse Kendsgerninger maa jeg antage, at Anastomosen mellem Carotis og Aortaroden i Reglen oblittererer hos Salamandra.

Endnu kun et Ord om Forbindelsen af de tre sidste Arteriebuer til Aortaroden. Det sædvanlige er, at den tredje og fjerde Bue — saaledes som i Fig. 34 afbildet — først forener sig med hinanden og dernæst i Fællesskab munder ind i den anden; men det forekommer ogsaa, at de alle tre forener sig med hinanden i ét Punkt. — Iøvrigt er den physiologiske Betydning af denne Forbindelse, naar som sædvanligt den tredje Arteriebue er tynd eller helt borte, sikker kun ringe; Arbejdet er da saaledes delt, at den anden Arteriebue alene konstituerer Aortaroden, medens den første

<sup>1)</sup> I dette Præparat er der paa den ene Side ikke nogen væsentlig Forskel mellem Caliberen af anden, tredje og fjerde (fra  $\alpha$  til *Truncus*) Arteriebue. Om man nu end maaske kan skrive noget af dette Phænomen paa Tilfældighedens Regning ved Karrenes Fyldning med Injectionsmasse, saa er det dog under alle Omstændigheder umuligt at antage, at den tredje Bue paa denne Side skulde være et lignende tyndt Kar som paa den anden Side.

og fjerde Arteriebus hver har sit specielle Omraade — i skarp Modsætning til de hos Larverne herskende Forhold.

I Funks »De Salamandræ terrestris vita, evolutione, formatione tractatus«, Berlin 1827, staar der nogle ganske overfladiske Bemærkninger, med tilsvarende Figurer, om Arteriebusene hos den voksne Salamander, hvorpaa vi ikke kan gaa nærmere ind her.

I skønneste Modsætning til dette dilettantmæssige Makværk træffer vi i forskellige Arbejder af Rusconi nøjagtige Angivelser om de os interesserede Kar saavel hos den voksne Salamander som hos Larven. Hans Hovedarbejder om Circulationen hos Urodelene er vel over Triton, men i et Par af sine Afhandlinger giver han dog ogsaa Bemærkninger om og Figurer af Arterierne hos Salamandra.

I sine Observations anatomiques sur la Sirène etc. (1837) giver Rusconi en Figur (Tab. VI, Fig. 11) og en kort Beskrivelse (Pag. 57—60) af Gællekarrene hos Salamander—Larven. Anastomoserne mellem Gællearterier og Gælleveener er tegnede for stærke, og jeg kan heller ikke tro andet end at Rusconi ogsaa overvurderer deres physiologiske Betydning; han mener f. Ex., at det er dem, der danner Carotis externa, noget der uden Tvivl er urigtigt. Det er endvidere ikke rigtigt, naar R. lader de af mig med *y* og *z* betegnede Kar fortsætte sig paa en lignende Maade som Carotis externa og ikke, som det i Virkeligheden er Tilfældet, indmunde i Gællearterierne. Den fjerde Arteriebus er i hans Figur et kort Stykke tæt ved Truncus forenet med den tredje Gællearterie, hvilket heller ikke er rigtigt. Et Par mindre Fejl forbigaar vi og udtaler endelig, at det dog i det hele maa betragtes som en meget god Figur. — Ogsaa et Par rigtige Bemærkninger om Karrenes Forandringer ved Metamorphosen finder man deri. — I samme Afhandling findes der endnu en Figur (Tab. VI, Fig. 13) af Arteriebusene hos den voksne Salamander; samme er gentagen i hans senere Salamander-Bog.

I dette pragtfuldt udstyrede Arbejde: »Histoire naturelle, Développement et Métamorphose de la Salamandre terrestre« (1854) giver han flere Figurer (Tab. III—IV) af de os interesserede Kar saavel hos Larven som hos den voksne, tilligemed en kort Beskrivelse. Vi genfinder i Larvefigurerne de samme Fejl som i den nys omtalte Afhandling; den voksne afbilder han med en stærk tredje Arteriebus, noget der ialfald i Reglen ikke er Tilfældet; han siger — men afbilder det ikke! — at der er en Anastomose tilstede mellem Carotis og Aortaroden. Den Bemærkning (Pag. 72—73), at Anastomoserne mellem Gællevene og Gællearterie ved Metamorphosen gaar til Grunde (sm. mine Bemærkninger nedenfor om hans Bog »Les Amours d. Salam. aquat.«) er ogsaa urigtig. — Jeg omtaler naturligvis ikke disse Fejl for at nedsætte Rusconi; jeg tror tværtimod at have et ganske aabent Øje for hans Fortjenester; men just fordi hans Arbejder endnu bestandig er de betydeligste paa nærværende Omraade, tror jeg at det en Pligt ikke at undlade at nævne hvad der er urigtigt i dem.

Den Figur Brücke <sup>1)</sup> giver af Arteriebuerne hos den voksne Salamander er, hvad Arteriebuerne Sammentræden angaar, unøjagtig. Derimod omtaler Brücke rigtig de fra »ductus Botalli« ( $\alpha-\gamma$ ) udgaaende Grene, endvidere Lungearteriens Ösophageal-Grene.

Fritsch <sup>2)</sup> har nogle, saavidt jeg forstaaer dem, ikke meget heldige Bemærkninger om den voksne Salamanders Arteriebuer.

Man sammenligne ogsaa Hyrtls Beskrivelse af Arteriebuerne hos *Salamandra atra* <sup>3)</sup>.

## 2. Triton (cristatus).

Gællerne hos Larven af Triton cristatus er længere end hos Salamanderlarven, forsynede med et langt større Antal Blade; de enkelte Blade er korte; ligesom hos Salamandra er den første Gælle den mindste, den tredje den største. »Gill-rakers« saavel som Gælleplader forholder sig som hos Salamandra.

Ogsaa Karrene frembyder stor Overensstemmelse. Vi fremhæver derfor blot følgende Punkter.

Den fjerde Arteriebue er paa Strækningen fra Truncus til  $\alpha$  et endnu uanseligere Kar end hos Salamandra. Man kan forøvrigt her snarere tale om en simpel fjerde Arteriebue end hos Salamandra-Larven; der løber nemlig (hos alle undersøgte Exemplarer) et (forholdsvis) temmelig stærkt Kar langs hele den bruskede Gællebues Bagrand; men forøvrigt staaer den fjerde Arteriebue i et lignende Forhold til Kar-nettet i Gællepladen som hos Salamandra-Larven.

Vi finder paa de andre Arteriebuer de samme Anastomoser som hos Salamandra; paa den tredje er der desuden endnu et Par smaa Anastomoser mellem  $z$  og Gællearterien, ligesom paa anden Arteriebue;  $z$  er forøvrigt ogsaa her kortere end  $y$ .

<sup>1)</sup> Beitr. z. vergl. Anatom. u. Physiol. d. Gefäßsystemes (Wiener Denkschr. 3. 1852).

<sup>2)</sup> Z. vergl. Anat. d. Amphibienherzens (Müllers Archiv 1869, Pag. 681—684.)

<sup>3)</sup> Über eine merkwürd. Einricht. d. gross. Schlagaderstämme d. nackten Amphib. Med. Jahrb. d. österr. Staates 24. 1838.

Fordelingen af Karrene i Gællerne er i Hovedsagen den samme som hos Salamandra. Men der er for saa vidt her en større Regelmæssighed tilstede som Venerne samler sig til nogle faa Kar, førend de indmunder i Hovedvenen <sup>1)</sup>; medens paa den anden Side Arterierne til de enkelte Blade afgaar hver for sig fra Gællearteriestammen. De enkelte Blades Vener er — ligesom hos Salamandra — ved smaa Anastomoser forbundne med hinanden ved Grunden af Bladene; noget saadant har jeg ikke iagttaget ved Arterierne.

Karrene i Gællepladerne paa første — tredje Gællebue synes, i Modsætning til Salamandra, sædvanligvis ikke at communicere med Gællearterierne og Gællevenerne. De staar paa den ene Side i Forbindelse med Karrene i Mundhulens Bund, paa den anden Side med dem i sammes Loft; en Forbindelse med Gællearterierne har jeg slet ikke set, med en Gællevene kun én Gang, nemlig paa en første Gællebue, hvor der fra Gællepladen mundedes et Par tynde Kar ind i den tilbageløbende Gren (Carotis externa) af første Gællevene (eller udgik fra samme?).

De fire Arteriebuers Forening til Aortaroden ligner Salamandra-Larvens; men jeg har ikke som hos denne set, at den tredje og fjerde Bue først dannede et kort fælles Kar, førend de forenede sig med den anden Bue, de forener sig tværtimod alle tre i ét Punkt. Strækningen  $\alpha-\beta$  er ligesom hos Salamandra-Larven stærk, Pulmonalarterien modtager hovedsagelig sit Blod fra tredje Bue.

Overgangsstadier mellem Triton-Larven og den voksne har jeg ikke undersøgt paa Kredsløbet; men der kan næppe være nogen Tvivl tilstede om at Metamorphosen gaar for sig paa en ganske lignende Maade som hos Salamandra.

<sup>1)</sup> Rusconi har i sin Bog »Degli organi d. circolazione d. larve delle Salam. acquat.« en meget smuk Figur heraf.

Hos alle de Exemplarer af den voksne som jeg har undersøgt var der kun tre Arteriebuer (1., 2., 4.) tilstede; den tredje gaar — jeg formoder altid — til Grunde. I Modsætning til Salamandra har jeg endvidere fundet, at Anastomosen mellem første og anden Arteriebue persisterer, om end kun som et tyndt Kar. En mindre betydelig Forskel mellem Triton og Salamandra — forøvrigt allerede tilstede hos deres respective Larver — bestaar deri, at Aortarødderne hos Triton er længere, saaledes at Afstanden mellem det Punkt, hvor de forener sig, og Subclaviernes Udspring er kortere end hos Salamandra. — Af vigtigere Punkter, hvori de stemmer overens, nævner jeg den anden Arteriebues (Aortabuens) betydelige Styrke i Sammenligning med de to andre; endvidere er Ductus Botalli ( $\alpha$ — $\beta$ ) her som dér et temmelig tyndt Kar i Sammenligning med den øvrige Del af fjærde Bue; og hos Triton afgaar der ligesom hos Salamandra fra Lungearterierne Grene til Ösophagus.

Om de os interesserede Kar hos Triton og sammes Larve foreligger der flere gode Fremstillinger.

Rusconi har allerede i 1817 (*Descrizione anatomica degli organi della circolazione delle larve delle Salamandre acquatiche*) givet en meget god Fremstilling — den bedste hidtil eksisterende — af Gællekarrene hos Larven. Beskrivelsen og Figurerne er i det hele fortrinlige, navnlig naar man husker paa, at alt maatte opføres fra Grunden af; ligesom overhovedet Rusconi kan gælde for et Mønster paa en intelligent og fin Iagttagelse. Nogle Fejl findes naturligvis deri; saaledes kan jeg bemærke, at den fjærde Bue (fra Truncus til  $\alpha$ ) er tegnet for stærk; endvidere er det urigtigt, naar han lader Karret  $y$  (smlgn. min Fig. 31) fortsætte sig i en med Carotis externa analog Arterie, etc. — Han omtaler (Pag. 21) rigtig, at der under Metamorphosen foregaar en Udvidelse af et af de anastomoserende Kar mellem Gællearterie og Gællevene, samt at den fjærde Arteriebue udvider sig for at føre »il sangue dal cuore direttamente al pulmone«. — Han giver i samme Afhandling et Par Figurer af Arteriebuerne hos den voksne; han tegner fire saadanne paa hver Side, medens jeg, som alt anført, hos de Exemplarer, jeg undersøgte, uden Undtagelse kun fandt tre; jeg kan ikke undlade at udtale den Formodning, at Rusconi her har ladet sig føre vild af de hos Larverne forhaanden værende Forhold.

Hans nogle Aar senere udkomne Arbejde »Les Amours d. Salamandres aquatiques« (1821) staar afgjort tilbage for det nys omtalte, hvad



Angivelserne om Karrene angaar. Den fjerde Arteriebues Hovedstykke (fra Truncus til  $\alpha$ ) er tegnet meget for stærkt, stærkere end  $\alpha-\beta$ , og det angives (Pag. 68) at dette ( $\alpha-\beta$ ) »détourne une partie du sang qui étoit dirigé pour ce viscère (Lungen), et le conduit dans le tronc qui résulte de la réunion des veines branchiales médiane (anden) et troisième«, at altsaa Blodet i  $\alpha-\beta$  (Ductus Botalli) skulde løbe i modsat Retning af den, jeg har angivet, medens han i den forrige Afhandling (Pag. 18—19) havde angivet Forholdet paa en lignende Maade, som jeg har gjort det ovenfor (»questa vena [den fjerde Arterie] dopo d'aver compiuto il giro dell' archetto su cui scorre, sbocca a dirittura nell' arteria polmonale, che si spicca dal confluente della seconda e terza arteriabrancale« [hvad vi kalder Gællevene]). — Endvidere har han her andre, urigtige, Angivelser (Pag. 69—70) om de Forandringer, der foregaar ved Metamorphosen, at nemlig ingen af Anastomoserne mellem Gællearterie og Gællevene udvider sig; at tværtimod Anastomoserne gaar til Grunde og en Communication mellem Gællearterie og Gællevene — om jeg ellers ret forstaar ham — bliver tilvejebragt ved en Forkortning af de »petites anses formées par les artères et les veines branchiales« (det vil sige de lange Gællebladenes Rand løbende Kar). — Ogsaa her angiver han fire Gællebuer hos den voksne. — At Conus arteriosus paa Figurerne udgaar fra den venstre Side af Ventriklens forreste Ende, at med andre Ord Spejlet ikke er benyttet ved Udførelsen af Tavlerne, bemærker jeg blot i forbigaaende.

I sin »Tableau« <sup>1)</sup> »Circulation du Sang considérée ch. l. foet. de l'homme et comparativement dans les quatre classes des vertébrés« (1832) har M. Saint-Ange givet tre Figurer af Arteriebuerne hos en Triton-Larve, hos et Overgangsstadium og hos en omtrent udviklet Triton, Figurer, som man paa flere Steder vil finde copierede. De er, naar man betragter dem som Schemata, i de grovere Forhold ret gode, men staar hvad Enkeltheder angaar langt tilbage for Rusconis. Som Fortrin nævner jeg, at den fjerde Bues Tyndhed hos Larverne er rigtig given; endvidere angiver han rigtig, at den tredje Bue oblittererer. I det hele er dog Figurerne overfladiske og mangelfulde, og jeg kan ikke anbefale dem til videre Copiering.

### 3. Siredon.

Der findes hos Siredon det samme Antal (4) Gællespalter paa hver Side som hos Salamander-Larven; endvidere de samme Processer (»gill-rakers«) paa Inderranden af Gælle-

<sup>1)</sup> Det er maaske ikke ganske overflødigt at gøre den Bemærkning, at det citerede Arbejde ikke er nogen Bog, men en stor Tavle med Figurer i Midten og Tekst langs Randene.

buerne. Dernæst er Gællepladen paa Gællebuernes Bagrand ogsaa her tilstede om end maaske ikke saa stærkt udviklet som hos hin Larve; Gællelaaget og Hudfolden under Halsen forholder sig i det væsenlige paa en lignende Maade.

De tre Gæller forholder sig som følger <sup>1)</sup>: Paa Stammens Bagrand sidder Gællebladene i to Rækker, uden at der dog er den samme Regelmæssighed tilstede som hos Salamandra: undertiden sidder et Par Blade, hørende til samme Række, ved Siden af hinanden. Enkelte af Bladene er delte i flere Flige, og ved at lade denne Proces fortsætte sig til Bladenes Basis kan man let tænke sig hin »Uregelmæssighed« opstaaet. Bladene er meget lange og i hver Række findes mange Gange det Antal, som er tilstede hos Salamandra-Larven. — De tre Gællers relative Størrelse kan jeg efter de foreliggende Exemplarer ikke sikkert angive.

Ogsaa i sine Kar frembyder Siredon stor Overensstemmelse med Salamandra-Larven. Fra Truncus arteriosus udgaar til hver Side de samme fire Kar; de tre første, de tre Gællearterier, er nogenlunde lige stærke; det fjerde, den fjerde Arteriebus, langt svagere. Sidstnævnte ligger i Nærheden af Truncus ovenover den tredje, men er ingenlunde sammensmættet med samme, ligesaa lidt som noget saadant er Tilfældet med Salamandra.

Gællearteriernes Forløb er det samme som hos Salamandra; Anastomoserne er de samme ( $x, y, z$ ; mellem  $y$  og den anden Gællearterie findes der Anastomoser, derimod som det synes ikke mellem  $z$  og den tredje Gællearterie;  $z$  er kortere end  $y$  — alt som hos Salamandra); men de var hos de to paa disse Forhold undersøgte Exemplarer, hvis

<sup>1)</sup> De fleste af de Exemplarer, som jeg havde til min Raadighed, forholdt sig rigtignok anderledes: Gællerne var i højere eller ringere Grad at betegne som Stumper, med smaa Blade; noget der vel maa tilskrives ydre Indvirkninger.

Gæller var i den beskrevne (se Anmærkn. paa forrige Side) lemlæstede Tilstand, tykkere end hos Salamander-Larven.

Karrene i den tynde Lamelle paa Gællebuernes Bagrand staar i Forbindelse med Gællearterierne paa en lignende Maade som hos Salamandra. Ogsaa den fjærde Arteriebue staar i Forbindelse med Karrene i fjærde Gælleplade. Denne Arteriebue forholder sig som hos Triton: den løber paa en vis Maade udelt langs Randen af den bruskede Bue.

I den Maade, hvorpaa Gællevenerne træder sammen, træffer vi endelig en Forskel fra Salamandra, som er værd at nævne (Fig. 36). Hos Salamander-Larven træder den tredje Gællevene og den fjærde Arteriebue sammen til et Kar som efter kort Forløb forener sig med den anden Gællevene. Det nævnte Kar er hos Salamander-Larven ganske kort, hos Triton-Larven slet ikke til at erkende; hos Siredon er det derimod betydelig forlænget. — Stykket  $\alpha-\beta$  af fjærde Arteriebue er her ligesom hos Salamander-Larven langt stærkere end den øvrige Del af samme og præsenterer sig som Lungearteriens Begyndelse. Den Maade paa hvilken dette Stykke (ved  $\beta$ ) forbinder sig med den tredje Gællevene er her en saadan, at man ikke urigtig kunde sige, at den tredje Gællevene spalter sig i to Grene: den ene er Lungearterien, der undervejs optager Blodet fra fjærde Arteriebue; den anden ( $\beta-\gamma$ ) gaar til anden Gællevene og forener sig med samme for at danne Aortaroden (smlgn. de nedenfor skildrede Forhold hos Siren).

Det bør endnu noteres, at der ligesom hos Salamandra afgaar Grene fra Lungearterien til Ösophagus.

Luigi Calori <sup>1)</sup> har en ret god Fremstilling med Figurer af Axolotlens Gællekar.

<sup>1)</sup> Sulla Anatomia dell' Axolotl. Memorie della Accademia delle Scienze di Bologna, Tomo III 1851, Pag. 312 ff., Tab. 24 Fig. 11, Tab. 25 Fig. 18.

4. *Menobbranchus*.

Af Gællespalter findes der hos *Menobbranchus* kun to paa hver Side: den ene mellem første og anden, den anden mellem anden og tredje Gællebue; den første og sidste af Salamander-Larvens Gællespalter er altsaa her oblittererede. I Harmoni hermed har den tredje Gællebue kun den forreste Række gill-rakers paa Inderranden; iøvrigt er saavel disse som de tilsvarende paa de to andre Buer kun smaa og lidet talrige. Endvidere bemærker vi, at Gællepladen paa første—tredje Gællebue endnu er tilstede, men den er rigtig nok ubetydelig, tyk og smal; den fjerde Gælleplade er sammen med fjerde Gællebue gaaet tabt. Gællelaaget er stærkt reduceret, Folden under Halsen, dets Fortsættelse, er lille.

Ogsaa Gællerne lader sig aflede fra Salamandra-Larvens. Gællestammen er bleven til et sammentrykt Blad, hvis Bagrand ved flere Indsnit er som lappet; Stammens Overflade er saaledes bleven stærkt forstørret. Denne Forstørrelse staar i nærmeste Forhold dertil, at Gællebladenes Antal er uhyre stærkt forøget; Gællebladene sidder ikke mer i to Rækker men bedækker begge Sider af den bladagtige Stamme; dennes Forrand og de tilgrænsende Partier bærer dog ingen Blade. Gællebladene er smaa, næppe enten bredere eller længere end hos en af Uterus udtagen, ikke ganske fuldbaaren Salamander-Larve. De tre Gæller tiltager som sædvanligt forfra — bagtil i Størrelse, dog er Forskellen ikke betydelig. — Kaster vi et Blik tilbage paa de beskrevne Gæller, finder vi i Sammenligning med Salamander-Larven, i Harmoni med Dyrets betydeligere Volumen, en betydelig Overflade-Forstørrelse af Gællerne <sup>1)</sup>, der tilvejebringes derved, at Gællebladenes An-

<sup>1)</sup> Man erindre, at naar det lineære Forhold mellem to Dyr af samme Legemsform er  $\frac{1}{2}$ , saa er Forholdet mellem deres Volumina  $\frac{1}{8}$ , deres Overfladers Forhold derimod kun  $\frac{1}{4}$ ; for at tilfredsstille et større Dyrs Respirationskrav er altsaa en forholdsvis større Udfoldelse af Gællerne nødvendig.

tal er blevet meget stort, medens hvert Blad er forblevet lille: eller med andre Ord frembyder en i Forhold til sin Masse betydelig respirerende Flade.

Hvad Arteriebuerne angaar kan jeg bemærke følgende<sup>1)</sup>. Fra Truncus udgaar til hver Side kun to Kar; det første af disse svarer til den første Gællearterie hos Salamandra; det andet deler sig tæt ved Basis af anden og tredje Gællebue i en anden og tredje Gællearterie; vi finder med andre Ord, at den anden og tredje Gællearterie, der hos Salamander-Larven var adskilte i deres hele Forløb, ja endog udgik fra forskellige Afdelinger af Truncus, her paa et Stykke er sammensmæltede med hinanden. — Til en fjærde Arteriebue bemærker man derimod intet; den er i hele sin Længde — dog med Undtagelse af Stykket  $\alpha-\beta$ , smlgn. nedenfor — gaaet til Grunde<sup>2)</sup>.

Ligesom hos Salamander-Larven løber Gællearterierne langs Bagranden af Gællebuerne og i Gællerne selv ligger Gællevenen foran Gællearterien; paa første Bue forløber Carotis externa paa lignende Maade som hos Salamander-Larven. (Om Anastomoserne mellem Gællevenen og Gællearterier saavel som om Enkeltheder om Karrenes Forløb i Gællerne kan jeg intet sikkert meddele; der er dog ingen Grund til at antage, at hine skulde forholde sig meget væsenlig anderledes end Salamander-Larvens; derimod vil disse uden Tvivl i nogle Henseender, i Overensstemmelse med Gællebladenes ændrede Anordning, forholde sig afvigende).

<sup>1)</sup> Da jeg ikke havde levende Menobrancher til min Raadighed, maatte jeg undersøge Exemplarer, der var conserverede i Alcohol. En ordenlig Injection var ikke mulig, og en udtømmende Fremstilling kan jeg derfor heller ikke give; derimod antager jeg at kunne indestaa for det jeg giver.

<sup>2)</sup> Smlgn. Proteus. Det er lidet sandsynligt, at jeg skulde have overset en fjærde Arteriebue; ti hos ikke injicerede Exemplarer af Siredon har jeg ved omhyggelig Præparation let kunnet se dem; og mine Menobrancher var meget store.

Hvorledes Gællevenerne træder sammen og hvorledes Pulmonalarterien afaar, kunde derved udredes, at det lykkedes fra Aortaroden af at injicere disse Kar med Berliner-blaa. Anden og tredje Gællevene forener sig i ét Punkt med hinanden og med fjerde Arteriebue, der rigtignok her kun er dannet af Stykket  $\alpha-\beta$ , der som sædvanlig, men her uden nogensomhelst Grænse, fortsætter sig i Pulmonalarterien. Vilde man beskrive Karrene uden Hensyn til Sammenligningen, maatte man sige, at Pulmonalarterien udgaar fra anden og tredje Gællevenes Foreningspunkt. Det ved disse to Gælleveners Forening dannede Kar løber indefter, optager Anastomosen fra første Gællevene, forbinder sig dernæst med sin Nabo og danner Aorta.

Den vigtigste Forskel mellem Arteriebuerne hos en Salamander-Larve og hos Menobranchus bestaar i Oblitterationen af fjerde Arteriebue og Sammensmæltningen af et Stykke af anden og tredje Gællevene.

Man sammenligne Mayers ikke altfor gode Fremstilling i Analecten f. vergleichende Anatomie (Pag. 83): »Es sind zwei Aste des Bulbus aortæ vorhanden, welche zu den Kiemenbogen gehen, wovon der hintere sich wieder gabelförmig spaltet, woraus am Ende der Kiemenbogen die drei Arteriæ der Kiemenbüschel entspringen, welche am vorderen Rand derselben verlaufen, worauf aus letztern nachher die drei am hintern Rand derselben [urigtigt] laufenden weiten Kiemenbüschel-Venen heraustreten und auf beiden Seiten zu einem Stamm vereint die Aorta descendens bilden . . . . Die Lungenarterien entspringen aus dem vereinten Stamme jeder Seite.«

### 5. Proteus.

Ligesom hos den forrige Slægt finder vi her kun to Gællespalter paa hver Side, mellem den første og anden og mellem den anden og tredje Gællebue. Processerne paa Gællebuernes indre Rand er næsten ganske forsvundne. Gællepladerne paa første—tredje Gællebue er bedre udviklede end hos Menobranchus, om end ikke store; den fjerde Gælleplade

mangler. Om et Gællelaag kan man næppe tale, det er da ialfald aldeles rudimentært; Folden under Halsen er udvisket.

Gællerne forholder sig som følger. Vi finder en Stamme med to Rækker temmelig talrige, temmelig brede Blade; fra Stammen udgaar desuden Grene, der sidder ligesom Bladene og udspringer mellem disse; de er besatte med Blade der forholder sig ligesom Hovedstammens Blade; nogle af disse Grene er undertiden saa stærke, at det er vanskeligt at sige, hvad der er Hovedstamme og hvad Grene; andre er ganske smaa, kun forsynede med nogle faa Blade; undertiden findes mange mindre Grene, undertiden et Par store. — Ogsaa denne Gælleform er det ikke vanskeligt at aflede fra Salamandra-Gællen. Som man erindrer sad Gællebladene hos denne i to Striber paa Stammen. Man tænke sig nu, at Gællebladenes Antal betydelig forøges, og at samtidig mindre og større Udvækster danner sig fra Stammen paa nogle Punkter af de bladbærende Partier; herved opstaar Grene hver forsynet med to Rækker Blade, der dog, som man let indser, paa hver Gren hører til én Række af Hovedstammens Blade; man kunde ogsaa — og det ganske correct — udtrykke sig saaledes, at istedenfor to lige Rækker Blade som hos Salamandra er der her to bugtede Rækker tilstede (smlgn. Fig. 51).

Hvad Gællekarrene angaar bemærker vi følgende (smlgn. Fig. 40). Fra Enden af Truncus udgaar til hver Side enten to Kar — ligesom hos Menobranchus — eller kun ét, idet de to Kar en kort Strækning er forenede med hinanden (deres Lumina sammensmæltede)<sup>1)</sup>. Det første af disse Kar, første Gællearterie, er langt tyndere end det andet; det løber ligesom hos Salamander-Larven og de andre langs den første Gællebue til den første Gælle. Mellem den og Carotis

<sup>1)</sup> Man sammenligne Afsnittet »Conus og Truncus«.



externa har jeg kun fundet enkelte, men stærke Anastomoser.

Det andet Kar deler sig i Nærheden af Gællespalterne i to, den anden og tredje Gællearterie. En fjærde Arteriebue eksisterer ligesaa lidt som en fjærde Gællebue; da jeg havde et godt injiceret Exemplar for mig og specielt har haft min Opmærksomhed rettet paa dette Punkt, kan jeg ikke have overset en saadan. Mellem anden Gællearterie og den tilsvarende Gællevene findes den sædvanlige Anastomose, der her er et temmelig stærkt Kar. Mellem tredje Gællearterie og Gællevene mangler den derimod <sup>1)</sup>.

Carotis externa er et temmelig svagt Kar; Carotis interna er svagere end Anastomosen mellem første Gællevene og Aortaroden — ialfald saaledes efter den foreliggende Injection at dømme.

Anden og tredje Gællevene forener sig med hinanden nærmere ved Udtrædelsen af Gællen end det er Tilfældet hos Salamander-Larven, og Anastomosen mellem den anden Gællearterie og den anden Gællevene munder i denne, kort førend at anden Gællevene forener sig med den tredje Gællevene; smulgn. Fig. 40.

Lungearterien — eller rigtigere: Stykket  $\alpha-\beta$  af fjærde Bue — udgaar ikke som hos Salamander-Larven fra tredje Gællevene, men tværtimod først fra det ved den anden og tredje Gællevenes Forening dannede Kar.

Naar vi sammenligner dette Factum med det ovenfor omtalte: at Anastomosen mellem anden Gællearterie og anden Gællevene munder i denne, kort før samme forener sig med tredje Gællevene, — synes det klart, at de to nævnte Gælleveners i Smlgn. med Salamander-Larvens (Fig. 31) er et Stykke sammensmæltede med hinanden; herved forklares

<sup>1)</sup> Det er vel ikke usandsynligt, at det samme finder Sted hos Menobranchus.

begge Kendsgerninger ganske let. — Lungearterierne afgiver ogsaa her Grene til Ösophagus. De to Aortarødder er temmelig lange; Subelavierne afgaar kort efter at de har forenet sig <sup>1)</sup>).

Af de her fremstillede Kendsgerninger fremhæver jeg navnlig følgende: Oblitterationen af fjærde Arteriehue, anden og tredje Gællearteries Sammensmæltning paa et Stykke, Lungearteriens Udspringsforhold; endelig Anastomosernes Styrke, der ganske sikkert antyder, at kun en Del af det gennem Gællearterierne gaaende Blod kommer ind i Gællerne og bliver respireret.

I »Del Proteo anguino di Laurenti monografia« (1819) af Configliachi e Rusconi gives der en god Fremstilling (se navnlig Tab. IV, Fig. 8) af Gællekarrene hos Proteus <sup>2)</sup>). De to fra Truncus til hver Side udgaaende Kar er fremstillede som sammensmæltede et Stykke, noget der kan forekomme, uden at det dog altid er Tilfældet. Anastomosen *y* er urigtig — ialfald ikke stemmende med hvad jeg med Sikkerhed fandt — fremstillet som om den mandede ikke i anden Gællevene men i det ved Foreningen af anden og tredje Gællevene dannede Kar. Figuren af en »ramoscello di una branchia« er forsaavidt ikke rigtig, som der kun er givet én Række Blade; men Karrene i de enkelte Blade er rigtige.

Hyrtl <sup>3)</sup> har ogsaa gjort nogle Bemærkninger om Gællekarrene. Hvad han siger om Gællerne og om Karrenes Forgrening i samme er urigtigt. Som alt ovenfor anført stemmer Gællernes Bygning, ret beset, med Salamander-Gællernes, og Karfordelingen er ligeledes i det væsentlige den samme.

## 6. Siren.

Af Gællespalter findes der paa hver Side tre (bag første, anden og tredje Gællehue); kun den første af de hos Salamandra-Larven tilstedeværende Gællespalter er her lukket.

Paa Gællebuernes indre Rand sidder ganske godt udvik-

<sup>1)</sup> Om Karrene i Gællepladerne staar i Forbindelse med Gællekarrene eller ej, kan jeg ikke bestemt angive.

<sup>2)</sup> Tavlerne er gentagne i Rusconis Observations s. la Sirène.

<sup>3)</sup> Berichtig. ü. d. B. des Gefäßsystemes bei Hypochthon. Medic. Jahrbücher d. österr. Staates 48, 1844, Pag. 259—61.

lede og temmelig talrige »gill-rakers«; paa første Bue én Række, paa anden to, paa tredje ligeledes to, paa fjerde én Række, altsaa ganske som hos Salamander-Larven.

Gællepladen (paa Gællebuernes Bagrand) er her tilstede paa alle fire Gællebuer, dog ikke betydelig udviklet og temmelig tyk. Af Operculum træffer vi næppe mer et Spor tilbage, og Folden under Halsen mangler ganske.

Gællerne er lette at forstaa, naar man sammenligner dem med Proteus'. Stammens Forgrening er ført endnu videre, Grenene har atter forgrenet sig, de derved dannede Smaagrene tildels atter, saaledes at man ved disse Gæller næsten kunde tale om træformig Forgrening; bedre vilde Sammenligningen med et stærkt forgrenet Bregneblad være — dog, begge Sammenligninger halter. Forgreningen er bestandig saaledes, at man ligesom ved Proteus kan sige, at der er én Stamme tilstede med to mangfoldig bugtede Bladrækker.

Til Undersøgelsen af Arteriebuerne har jeg haft et stort, vel conserveret Exemplar til min Raadighed, og da det lykkedes mig fra Aorta at injicere Karrene med Berlinerblaat, kan jeg udtale mig med nogen Sikkerhed; hvad jeg af den Grund bemærker, at der som man nedenfor vil se findes ret mærkelige Forhold hos Siren.

Ud fra Truncus gaar — eller samme spalter sig i — tre Kar til hver Side. Det første af disse, den første Gællearterie, forholder sig væsenlig som hos Salamander-Larven; ogsaa hvad den første Gællevene angaar er det samme Tilfældet; og der findes lignende Anastomoser mellem Gællearterie og Carotis externa.

Anden Gællearterie forholder sig ligeledes omtrent som hos Salamandra; der findes den samme Anastomose, *y*, mellem den og den anden Gællevene (om der atter er mindre Anastomoser mellem *y* og *2 a*, kan jeg ikke sige).

Saameget desto større er Forskellene mellem tredje og fjerde Arteriehue her og hos Salamandra-Larven.

Efterat det tredje fra Truncus udgaaede Kar er forløbet et Stykke udelt, kløver det sig i to ulige Grene: tredje Gællearterie og fjærde Arteriebue, af hvilke denne naturligvis er den svageste; med andre Ord: et Stykke af tredje Gællearterie og et Stykke af fjærde Arteriebue er sammensmæltede. — Den tredje Gællearterie ligesom ogsaa den fjærde Arteriebue forløber videre langs Bagranden af de respective Gællebuer.

Idet vi dernæst gaar over til at skildre, hvorledes tredje Gællevene og fjærde Arteriebue forener sig, samt hvorledes Lungearterien udspringer, bemærker vi, at en simpel Beskrivelse her ikke vil være tilstrækkelig til en Forstaaelse.

Vi maa først kaste et Blik tilbage paa Figur 31, der forestiller Arteriebuerne hos Salamandra-Larven. Vi ser her, at den tredje Gællevene ved  $\beta$  forbinder sig med den fjærde Arteriebue, og de to Kar danner tilsammen en ganske kort Canal  $\beta-\gamma$  som atter forener sig med anden Gællevene. Man tænke sig nu, at Punktet  $\beta$  bevæger sig udad saaledes at det endelig naar Punktet  $\delta$ , hvor Anastomosen  $z$  munder i tredje Gællevene; man indser let, at  $\beta-\gamma$  derved bliver betydelig forlænget. Samtidig tænke man sig, at Stykket  $\alpha-\beta$  af fjærde Arteriebue forkorter sig, saaledes at endelig Punktet  $\alpha$  falder sammen med  $\beta$  og  $\delta$  <sup>1)</sup>. Fra dette ene Punkt vil da 5 Kar straaale ud til forskellige Sider: den tredje Gællevene, Pulmonalarterien, fjærde Arteriebue,  $\beta-\gamma$ , Anastomosen  $z$ . (Man sammenligne Fig. 52, som forestiller et hypotetisk Mellemstadium mellem Salamander-Larven og Siren). Tænker man sig nu, at de tre sidste Kar forbinder sig nærmere med hinanden og i Forening danner et kort fælles Stykke, saa har vi det hos Siren herskende Forhold (smlgn. Fig. 37); Pulmonalarterien præsenterer sig her som en directe Fortsættelse af

<sup>1)</sup> De skildrede Processer kunde man ogsaa — og maaske præcisere — udtrykke paa følgende Maade:  $\alpha-\beta$  og  $\beta-\delta$  sammensmelter i deres hele Længde til ét Kar; da de er omtrent lige lange, vil Resultatet blive at  $\alpha$  og  $\delta$  falder sammen.

tredje Gællevene; Karret  $\beta-\gamma$  er tyndt, af samme Caliber som fjærde Arteriebue og Karret  $z$ . — Jeg kan her ikke undlade at gjøre opmærksom paa det interessante Factum, at Siredon i to Henseender, hvad Arteriebuerne Forening etc. angaar, ligesom danner et Trin mellem Salamandra-Larven og Siren, nemlig i Forlængelsen af Karret  $\beta-\gamma$  samt i Lungearteriens ejendommelige Forhold til tredje Gællevene.

Om Gællepladernes Kar saavel som om Karrenes Forløb i Gællerne har jeg ingen Iagttagelser.

De hidtil foreliggende Angivelser om Karsystemet hos Siren er temmelig tarvelige; vi vil her kun betragte Rusconis <sup>1)</sup> og Léon Vaillants <sup>2)</sup> Arbejder; ogsaa Owen <sup>3)</sup> har Bemærkninger om Karrene hos Siren.

Det er yderst interessant og betegnende, at den eneste Forfatter, der har set den fjærde Arteriebue, er Rusconi (Tab. VI, Fig. 6). Han blev ledet til Opdagelsen af samme af sin ægte philosophiske Aand og af sin grundige Kendskab til beslægtede Former. Han fandt overalt den største »ressemblance« mellem Siren og Urodelernes Larver; han søgte den fjærde Arteriebue og fandt den. — Iøvrigt er dette egenlig den eneste Iagttagelse, som han har om Karrene hos Siren; om Arteriebuerne Sammentræden etc. har han slet intet.

Léon Vaillant har overset, eller rettere miskendt, fjærde Bue. Hans Beskrivelse og Figur har af den Grund Betydning for os, at han aabenbart har arbejdet med et godt injiceret Exemplar <sup>4)</sup>. Naar man ret besér hans Figur, finder man da ogsaa, at han har set noget lignende som jeg. Vi finder ved Lungearteriens Udspring et Knudepunkt af 5 Kar: vor  $\beta-\gamma$  betegnes med  $f^3$ , den tredje Gællevene med  $e^3$ ;  $z$  er ikke betegnet; han har ogsaa den fjærde Bue, men kun det sidste Stykke af samme (han betegner den med  $h^1$  og siger, paa en vis Maade rigtig, at den er bestemt »pour l'appareil branchial«). Iøvrigt vil vi ellers ikke indlade os paa Figurens Enkeltheder; den er tarvelig nok og jeg har kun anført ovenstaaende, fordi Læseren deri vil kunne finde en Slags Bekræftelse af mine Angivelser.

<sup>1)</sup> Observations s. la Sirène mise eu parallèle etc. 1837.

<sup>2)</sup> Memoires p. s. à l'hist. anat. de la Sirène. Annales d. Sciences natur. Zoologie. 4. Sér. XIX. 1863, Pag. 331—333, Tab. 8, Fig. 2 og 3.

<sup>3)</sup> On the Struct. of the Heart in the Perennibranch. Transact. of the Zool. Soc. of London. 1835; se navnlig Tab. 31 Fig. 1 og 3.

<sup>4)</sup> »L'état dans lequel se trouvait l'animal que j'ai examiné m'ayant permis de tenter des injections plus complètes que celles qu'il avait été possible d'effectuer jusqu'ici.«

Menopoma har jeg ikke kunnet undersøge. Der foreligger imidlertid en som det synes ganske god Figur i Descr. and illustr. Catal. of the Physiol. Series contained in the Mus. of the R. College of Surgeons Vol. II (1834). Menopoma er i Besiddelse af 4 Arteriebuer, af hvilke den anden og tredje er omtrent lige stærke, medens første og navnlig fjerde er betydelig svagere; i den Maade, hvorpaa Arteriebuerne forener sig og Lungearterien afgaar, stemmer den i det væsentlige med Salamandra. Det er ret interessant at se, at Arteriebuerne relative Caliber mere viser hen til Salamandra-Larven end til den voksne; jeg skal dog hverken her eller senere i nærværende Afhandling driste mig til at drage Slutninger heraf, da jeg, som alt sagt, ikke har nogen Autopsi at støtte sig til.

Om Amphiuma foreligger kun sparsomme Meddelelser, navnlig i Rusconis Amours des Salamandres aquat.; R. giver dér en Figur af Arteriebuerne hos en »Sirène lacertine«, der dog som det senere viste sig var en Amphiuma. Man ser i den omtalte Figur, at den fjerde Bue er betydelig svagere end de tre andre, altsaa noget lignende som hos Menopoma.

## 7. Rana.

Hvorledes Gællekarrene forholder sig i det Udviklingsstadium, i hvilket Frølarverne er forsynede med ydre Gæller — homologe med Salamandra-Larvens — kan jeg ikke oplyse, ligesaa lidt som Overgangen derfra til det følgende Stadium. Da Larverne i hint Stadium er uigennemsigtige og for smaa til at man kan injicere dem, vil det kun være muligt at undersøge dem paa Snit, og ydre Omstændigheder har forhindret mig fra at forsøge paa at løse denne, uden Tvivl vanskelige, men interessante Opgave.

De ydre Gæller har som bekendt kun en kort Existens. Der udvikler sig fra Hyoidhuen en mægtig Hudfold — der

vel er at opfatte som en videre Udvikling af Urodel-Larvernes Gællelaag — som vokser bagud og overdækker Gæller og Gællebuer; dens fri Rand vokser dernæst fast bagved dem, saaledes at der kun forbliver et lille Hul aabent paa venstre Side, igennem hvilket der er Adgang udvendig fra til den nu dannede Gællehule. De paa denne Maade indsluttede ydre Gæller oblittererer.

I deres Sted danner der sig nu et helt mægtigt nyt Gælleapparat paa Bagranden af alle fire Gællebuer. Disse »indre« Gæller tør man naturligvis ikke sammenligne med Fiskenes Gæller, der findes paa det tilsvarende Sted; det er, saaledes som den hele Række af Kendsgerninger — man sammenligne ogsaa Slutningskapitlet af nærværende Afsnit — paa det evidenteste viser, helt og holdent Nydannelser.

Disse indre Gæller forholder sig, naar de er udviklede, paa følgende Maade. Det er særdeles rigt træformig forgrenede Buske, fine og tyndhudede; med de ydre Gæller hos Urodelerne har de slet ingen Lighed, har ingen Blade etc. Af saadanne Buske findes der et temmelig stort Antal ordnede i et Par alternerende Rækker paa Bagranden af hver af de tre første Gællebuer; paa den fjerde Bue er der kun 1 Række tilstede. Aabner man Gællehulen, ser man hele Massen af Gællebuske, lejrede tæt ved hinanden paa hver Side, som to røde Puder.

Ogsaa i en anden Henseende er der en meget betydelig Forskel tilstede mellem Rana-Larven med indre Gæller og Salamandra-Larven. Som man vil erindre findes paa Inderanden af Gællebuerne hos Salamandra-Larven bruskagtige Processer: paa anden og tredje Gællebue to Rækker saadanne, paa første og fjerde Gællebue én Række, bestemte til at danne et, om end ikke meget fuldkomment, Filtrér-Apparat. Disse Organer genfinder vi her, i en stærkt forandret, rigt differentieret Form, men med samme Function som før. Man tænke sig, at det tynde Bindevævs-Overtræk paa Gællebuer-



nes Inderrand hos Salamandra-Larven luxurierer særdeles stærkt, saaledes at der sluttelig fra den omtalte Rand udgaar en temmelig bred Plade. Man tænke sig endvidere, at de nævnte bruskagtige Processer — der dog som man vil erindre ikke bestaar af Brusk — vokser ud paa en tilsvarende Maade, saaledes at de endelig danner tværløbende Volde paa den omtalte Bindevævs-Plade. Den fri Rand af hver af disse Volde er dernæst bred og støder til Nabo-Voldene, medens deres Tilhæftningssteder er smallere; Resultatet heraf er selvfølgelig det, at der mellem Voldene løber Canaler (Fig. 42). Men den brede Rand er ikke solid; den er fra begge Sider stærkt indskaa-ren, saaledes at hele den Flade, som Voldenes brede Rande danner paa én Side af en Gællebue, er gennembrudt næsten som en Si, dog saaledes at der istedenfor Huller findes ligesom fine slyngede Gennemsavninger. Voldene bliver forøvrigt henimod den fri Rand af den dem bærende Plade lidt efter lidt lavere: der optræder her ogsaa smaa supplementære Volde, der udfylder Mellemrummene mellem Enderne af de store, som tildels ogsaa bliver smallere (Fig. 42). — Der findes én Række Volde paa første og fjerde Gællebue, to Rækker paa anden og tredje (sm. Salamandra-Larven).

De ydre (bage) Ender af Si-Voldene, — som vi vil kalde dem —, griber alternerende ind mellem de tilsvarende Ender af Voldene i den nærmeste Række paa den tilstødende Gællebue. Det vil forresten fremgaa af Beskrivelsen, at der ved det hele Apparat tilvejebringes et Canalsystem, som kun staar i Forbindelse med Mundhulen gennem særdeles fine Aabninger, medens Canalerne derimod munder vidt aabne i Gællehulen. Naar man betragter en levende Haletudse i Vand, ser man, hvorledes den uafbrudt slubrer Vand ind og hvorledes Mundhulens Bund er i stadig Bevægelse op og ned. Vandet bliver saaledes drevet gennem Munden, filtreret af det nys skildrede skønne Apparat og ledet henover Gællerne. Det er let at forstaa, hvilken betydningsfuld Rolle dette Appa-

rat maa spille i Dyrets Økonomi; det vilde naturligvis være livsfarligt, om det var muligt at faste Genstande kunde komme ind mellem de fine Gællebuske i den snævre Gællehule med den lille Aabning; men en saadan Mulighed er ogsaa ganske udelukket.

Disse Si-Voldes histiologiske Bygning er heller ikke uden Interesse. De bestaar af en fast Bindevævs-Modification, med rigelig homogen Grundsubstans, hvori fine Fibriller og Cellekærner er indlejrede, — det vil sige af et Væv, der i alt væsenligt stemmer overens med det i de homologe Dannelser hos Salamandra-Larven.

Førend vi afslutter Beskrivelsen af Gælleapparatet, vil vi endnu anføre, at Antallet af »indre« Gællespalter er det samme som hos Salamander-Larven. Videre bemærker vi, at Gællebuerne, paa Grund af Hovedets fladtrykte Form, er mere horizontalt lejrede end ellers Tilfældet er. I Mundhulen findes en Hudfold, Velum, som dækker over de forreste (nødre) Ender af Gællebuerne (smlgn. Fig. 41).

Vi gaar dernæst over til at beskrive de Kar, som forsyner Gællerne med Blod (Fig. 43—44). Af forskellige Grunde vil vi ogsaa være nødsagede til at gaa ind paa Si-Apparatets Kar.

Fra den her ligesom hos den voksne Frø symmetrisk kløvede Truncus udspringer tre Kar paa hver Side, af hvilke det sidste efter kort Forløb kløver sig i to. Vi har saaledes fire Kar paa hver Side, de fire Gællearterier, ti her kan man ogsaa tale om en fjerde saadan. De løber langs Bagranden af Gællebuerne og afgiver efterhaanden Grene til de enkelte Gællebuske.

Ved Siden af Gællearterien løber der paa hver Bue en Gællevene. Denne staar ikke i nogensomhelst anden Forbindelse med hin end gennem Gællecappillarerne, — et Punkt, hvorpaa jeg maa lægge en særegen Vægt, da der i Litteraturen foreligger andre Angivelser. Ved den nederste Ende

af Gællebuerne ligger Gællevene og Gællearterie vel tæt ved hinanden; men en Communication er der dog hverken her eller andensteds Tale om. Det kan maaske vække Forundring, at der her ikke er lignende Anastomoser mellem Gællevene og Gællearterie tilstede som hos Urodelernes Larver. Men det maa i den Henseende bemærkes, at Gællerne her er under ganske andre Forhold. Vi bragte — og vel med Rette — Tilstedeværelsen af Anastomoser hos hine Larver i Sammenhæng med den store Mulighed, der var for at Gællerne kunde blive lemlæstede. En saadan Eventualitet ligger her ganske fjærn, eller naar den indtræder, maa de ydre Indgreb være saa store, at Dyret dog maatte gaa til Grunde, selv om der var Anastomoser tilstede. Paa den anden Side giver naturligvis Manglen af Anastomoser en Fordel: hele Blodmassen bliver gennemaandet.

Gællevenerne forener sig paa Craniets Underside og danner Aortarødderne (smlgn. Fig. 43). Ved første Øjekast afviger Forholdene her i temmelig høj Grad fra dem hos Salamander-Larven. Man ser to buede Længdestammer, hvis Convexitet vender udad; fortil løber de ud i Carotides internæ, bagtil i Aortarødderne. I disse Stammer munder successivt forfra — bagtil de fire Gælleveners, de tre første med anselige Mellemrum, den tredje og fjerde hinanden temmelig nær; man kunde maaske endog sige, at de to sidste forenede sig med hinanden og dernæst med et kort fælles Stykke — rigtignok et særdeles kort Stykke — mundede ind i det omtalte Længdekar. — Med Salamandra-Larven som Sammenligningspunkt for Øje, kan vi beskrive paa følgende Maade: de tre sidste Gælleveners forener sig i ét Punkt med hinanden; Anastomosen fra første Gællevene munder her, istedenfor i Aortaroden, i anden Gællevene.

Carotis externa er ligesom hos Salamander-Larven en Fortsættelse af første Gællevene i modsat Retning af Caro-

tis interna. — Lungearterien afgaar som sædvanlig fra fjærde Gællevene, tæt ved det Sted, hvor denne munder i Aortaroden. — De to Aortarødder forener sig først langt bagtil.

Det ligger nær at opkaste det Spørgsmaal, hvorledes de her skildrede Kar forholder sig til Gællekarrene hos Urodelerne. Hvad Gællearteriernes Begyndelsesparter og Gællevenernes Endeparter angaar, da kan vi ikke betvivle, at vi her har at gjøre med Dannelser, der er stricte homologe med dem af samme Navn hos Salamander-Larven. Det samme gælder om hele første Gællearterie og Gællevene og det kan ogsaa antages for den anden og tredje Gællearterie. Men om de øvrige Partier af de skildrede Kar kan vi i den Henseende kun have Formodninger; at sætte disse frem, finder jeg dog ikke her paa sin Plads; man maa nemlig erindre, at Spørgsmaalet om Forholdet mellem Gællekarrene her og hos Salamanderlarven sansynligvis væsenlig falder sammen med Spørgsmaalet om Forholdet mellem Karapparatet i de indre og i de ydre Gæller hos Rana — et Spørgsmaal, hvis Løsning man kan haabe ad ontogenetisk Vej.

Vi vil dernæst gaa over til at betragte Si-Apparatets Kar. — Paa fjærde Gællebue løber tæt ved Gællearterien et Kar, som afgiver Arterier til Si-Apparatets enkelte Volde; dette Kar staar ved en kort Tværstamme i Forbindelse med fjærde Gællearterie og modtager gennem Tværstammen sit Blod fra denne; man kunde ogsaa sige, at der omtrent fra Midten af Gællearterien udgaar et kort Kar, som straks efter spalter sig i to Grene, der ligger i én Linje og begge afgiver Arterier til Si-Apparatet.

Paa tredje Gællebue udgaar forneden fra den tredje Gællearterie et Kar, som løber langs med den indre Rand af den bruskede Gællebue og successivt afgiver Grene til Si-Voldene paa begge Sider af Gællebuen.

Paa første og anden Gællebue erholder Si-Voldene ligeledes deres Blod fra en Gællearterie, men Forholdene er noget mere complicerede. Fra anden Gællearterie udspringer nemlig et Kar, som for det første forsørger Si-Apparatet paa anden Gællebue med Blod, men desforuden ogsaa Si-Apparatet paa første Gællebue og oven i Købet Velum, paa følgende Maade: Den fælles Stamme udspringer som sagt fra anden Gællearterie. Den afgiver først den for Si-Apparatet paa anden Gællebue bestemte Arterie. Kort efter kløver den sig i ét Punkt i to stærkere og et svagere Kar; et af de større løber indefter (imod Medianen) og forsørger den største Del af Velum, medens det mindre forsyner en mindre Del af samme med Blod; det andet af de større er Arterien for Si-Apparatet paa første Bue; det udsender forøvrigt endnu et lille Kar til Velum. — De to Arterier, der forsyner Si-Apparatet paa første og anden Gællebue løber langs med den indre Rand af den bruskede Bue. Det bør bemærkes, at Si-Apparatets Arterier i Forhold til de Gællearterier, hvorfra de udspringer, kun er svage Kar.

Si-Apparatets Vener forholder sig som følger. Omtrent parallelt med Velums Rand løber en Vene som er dannet af de fra Si-Apparatet paa anden og tredje Gællebue kommende Vener (smlgn. Fig. 48); i dette Kar munder ogsaa nogle af Velums Vener, saaledes f. Ex. en i Midten af samme (vv). Til venstre for Midten af Randvenen udspringer fra samme et Kar, som fører Blodet fra Randvenen til den venstre Ductus Cuvieri; undervejs optager dette Kar Venen fra Si-Apparatet paa fjærde venstre Gællebue. Venen fra Si-Apparatet paa fjærde højre Gællebue munder ind i den højre Ductus Cuvieri. — Venen fra Si-Apparatet paa første Gællebue gaar ikke til den nævnte Randvene; den løber opefter, sandsynligvis til en Vene paa Basis cranii, men ialfald ligesaa lidt som de andre til en Gællevene. Ogsaa fra den øverste Del

af Si-Apparatet paa anden Gællebue løber der en lille Vene opefter <sup>1)</sup>).

Naar man kaster et Blik tilbage paa Si-Apparatets Kar, kan det væsenlige udtrykkes paa følgende Maade: Det modtager sit Blod fra Gællearterierne (altsaa venøst Blod) og afgiver det til Legemets Vener. Man vil allerede heraf let indse, at det nævnte Apparat ialfald ikke kan opfattes som et Led af Gælleapparatet. Men har det dog ikke alligevel en vigtig respiratorisk Betydning? Heller ikke dette kan antages og af følgende Grunde. Man vil erindre, at Si-Voldene bestaar af en fast, tæt Bindevævsmodification, hvilket allerede daarlig passer for et gælleagtigt Organ; dertil kommer, — hvad man bedst ser paa Snit — at Blodkarrene kun indtager en forholdsvis mindre Plads i de omtalte Volde. Herefter maa det være aabenbart, at Si-Apparatets Kar væsenlig kun er Ernæringskar og at den Omstændighed, at der bliver tilført det venøst Blod, hænger sammen med at Blodet paa Stedet bliver respireret; ti det falder mig naturligvis ikke ind at benægte, at Apparatet spiller en lille respiratorisk Rolle — ligesom enhver anden Del af Dyrets Overflade.

Saaledes er det efter en Betragtning af deres Form, deres vævlige Constitution, deres Blodkars Forhold blevet klart, at de Dannelser, som vi har sammenfattet under Navnet Si-Apparat, paa ingen Maade er Gæller — saaledes som nogle Forfattere har opfattet dem — men tværtimod Organer, der er bestemte til at filtrere Vandet, førend samme ledes hen over Gællerne.

Førend vi forlader dette Apparat, bemærker vi endnu blot, at det er højst sandsynligt, at Si-Apparatets Hovedarterier er homologe med de tynde Kar, som løber langs Inder-

<sup>1)</sup> Si-Apparatets Kar hører ikke til de letteste Undersøgelses-Objecter, og det har kostet mig særdeles megen Tid og Møje at studere dem. Til Gengæld tør jeg ogsaa udtale, at alle ovenstaaende Angivelser er fuldkommen sikrede.

randen af Gællebuerne hos Salamander-Larven; Lejringsforholdene er paa de tre første Buer nøje de samme, ligesom ogsaa Functionen synes at være den samme; vi maa da antage, at der har dannet sig Anastomoser mellem de omtalte Kar og Gællearterierne, og at de dernæst har udvidet sig betydelig.

Vi vil dernæst gaa over til en Betragtning af nogle Overgangsstadier.

1. Larve med lang Hale, der dog er begyndt at reduceres; Forbenene brudte frem; Habitus allerede temmelig frægtig. Gællerne er endnu ganske tydelige, men er dog ikke lidet indskrumpede.

Paa anden Gællebue finder jeg — efter en møjsommelig Præparation — en meget vigtig Forandring i Karrenes Forhold; ligesaa paa første Bue <sup>1)</sup>. Det viser sig nemlig, at der har fundet en Sammensmæltning af Gællevene og Gællearterie Sted paa det Punkt, hvor disse Kar allerede hos de ovenfor beskrevne Larver var lejrede tæt op ad hinanden. Injectionsmassen er nemlig fra det nederste Parti af Gællearterien gaaet directe ind i Gællevenen uden enten at fylde den øvre Del af Gællearterien eller Gællebuskene (smågn. Fig. 45). Der er saaledes alt nu constitueret en sammenhængende Arteriebue. Forresten er det Parti af Gællearterien, der ikke er fyldt med Injectionsmasse, endnu et meget stærkt Kar; ligesom der ogsaa saavel fra Gællearterie som fra Gællevene afgaar Grene til Gællebuskene; men de er som sagt ikke fyldte med Injectionsmasse.

2. Ung Frø med kort, til Knæet rækkende Hale. Gæl-

<sup>1)</sup> For de andre Buers Vedkommende mislykkedes Præparationen.



lerne indskrumpne, men de enkelte Buske dog endnu til at adskille <sup>1)</sup>).

Jeg finder her Forhold, som temmelig nøje slutter sig til de nys beskrevne. Det Stykke af Gællearterien, som i Stadiet Nr. 1 ikke var blevet injiceret, men dog endnu var af anselig Styrke, er her tyndt, skrumpet ind; om en Afsnøring kan man dog ikke tale, ti undertiden er der trængt lidt af Injectionsmassen ind i det.

3. Ung Frø, hvis Hale ganske er forsvunden. Af Gællerne er der smaa, men tydelige Lævninger tilstede. — Fig. 46.

Vi finder her de fire allerede i forrige Stadium dannede simple Arteriebuer; den fjærde er den svageste, den anden noget stærkere end den første og tredje. I den Maade, hvorpaa Arteriebuerne træder sammen, er der foregaaet interessante Forandringer i Sammenligning med Larven: det ved Foreningen af tredje og fjærde Arteriebue dannede Kar, der hos Larven er saa kort at det næppe kan erkendes ( $\beta-\gamma$  hos Salamander-Larven) er her ganske tydelig forlænget; derimod er det Stykke af anden Arteriebue som ligger mellem det Sted, hvor Anastomosen fra første Bue munder i samme, og det Sted, hvor tredje Arteriebue (eller rettere Karret  $\beta-\gamma$ ) forbin-der sig med den, blevet betydelig forkortet. — Fra Stykket  $\alpha-\beta$  af fjærde Bue afgaar nu en mægtig Arteria cutanea (sm. lgn. Salamandra); den præsenterer sig endog som stærkere end Pulmonalarterien. — Det er værd at lægge Mærke til den interessante Lighed, der er mellem dette Stadium og de blivende Forhold hos Salamandra.

4. Hos andre Individuer af samme Størrelse som den nys omtalte Larve, og som i det ydre overhovedet ganske lignede denne, har jeg fundet meget væsenlig ændrede Forhold (Fig. 47). Istedenfor fire Arteriebuer saaledes som i forrige

<sup>1)</sup> Senere danner de én Masse, førend de ganske gaar til Grunde.

Stadium træffer vi her kun tre. Den tredje Bue er næsten ganske oblittereret; men heldigvis findes der endnu en Lævning paa det Sted, hvor den før skilte sig fra fjærde Arteriebue, saaledes at vi her har et haandgribeligt Bevis for at det er den tredje Bue, der mangler hos den voksne. Den omtalte Lævning er forøvrigt fuldstændig eller næsten fuldstændig afsnøret fra fjærde Arteriebue og fyldt med sammenløbet Blod; den øvrige Del af tredje Bue saa vel som Stykket  $\beta-\gamma$  er sporløst forsvunden; Stykket  $\alpha-\beta$  persisterer derimod, fortsætter sig directe og uden Grænse i Arteria cutanea; den fjærde Bue er nu bleven afgjort stærkere (og kortere). — Anastomosen mellem første og anden Bue er ligeledes oblittereret; kun den sort pigmenterede Lympheskede, der fortsætter sig i første og anden Arteriebues Lympheskeder, er endnu tilstede. — Det er, som man vil skønne, mærkelig store og rapide Forandringer, vi finder her, i Forhold til det foregaaende Stadium, som i det ydre ikke er til at adskille fra dette.

Forholdene hos den voksne Frø slutter sig ganske nær til det sidste beskrevne Stadium; og da Arteriebuerne hos den voksne Frø desuden allerede er ganske godt beskrevne, kan vi ret vel undlade her at betragte dem i det enkelte. Jeg vil derfor blot bemærke, at den tredje Bue naturligvis er ganske oblittereret; endvidere at jeg ikke var i Stand til at finde Ösophagealgrene fra Lungearterien — i Modsætning til hvad der var Tilfældet hos de andre herpaa af mig undersøgte Amphibier —, at tværtimod Ösophagus forsynes med Blod af en stærk Gren fra anden Arteriebue. Arteria cutanea er her et enormt Kar, medens Karrene fra Stykket  $\alpha-\beta$  hos Salamandra kun var ubetydelige; og man kan næppe betvivle, at Huden jo har en eminent respiratorisk Betydning.

Om Gælleapparatet hos Frølarverne og sammes Kar foreligger der temmelig mange, men gennemgaaende, navnlig hvad Karrene angaar, meget lidet tilfredsstillende Angivelser.

Rusconi, hvem vi ogsaa her genfinder som den samvittighedsfuldste af Forfatterne, har i to af sine Bøger, »Développem. de la Grenouille comm.« (1826, med Figg.) og navnlig i »Descr. anat. d. org. d. circol. d. Larve d. Salam. acq.« (1817) Pag. 22 ff. omtalt Gælleapparatet og sammes Kar hos Frø-Larven. Det er interessant at se, at allerede Rusconi i Modsætning til senere Autorer havde en rigtig Forestilling om Si-Apparatets physiologiske Betydning; i den førstnævnte Bog giver han (Pag. 53) en vel ikke meget udtømmende men dog, saa vidt den gaar, rigtig Beskrivelse af dette »filtre«, som han træffende kalder det. Derimod er hans Beskrivelse af Gællekarrene <sup>1)</sup>, om end aabenbart støttet paa ret omhyggelige Undersøgelser, dog ganske urigtig; han lader Gællevenen saa vel forneden som foroven communicere med Gællearterien; den første Fejl har jeg lettere ved at forstaa (smlgn. foranstaaende Beskrivelse), derimod er den sidste mig næsten uforklarlig hos en saa dygtig Iagttager som Rusconi; ti oventil er Gællearterie og Gællevene paa ingen Maade saa inderlig lejrede op til hinanden <sup>2)</sup>. Ogsaa hans Angivelser om Arteriebuernes Forvandling (i det sidst citerede Arbejde) er urigtige; Arteria cutanea (af hvilken han forøvrigt kun har set en forreste Gren) lader han udvikle sig af den tredje Arteriebue; det er aabenbart, at han ikke har undersøgt saadanne Overgangsstadier nøjere, som dem, jeg ovenfor har beskrevet.

Calori har i sin Afhandling »Descriptio anatomica branchiarum maxime internarum gyrini ranæ esculentæ etc.« (Novi Comment. Acad. Scient. Instituti Bononiensis 5. 1842) givet en vidunderlig Fremstilling af Gællekarrene og Si-Apparatets Kar hos Frølarven. Af hans Hovedfigur (Tab. XI, Fig. 6) kan jeg se, at han i det hele kun har afbildet Kar, som virkelig er til Stede, men han har ladet dem indgaa allehaande curiose Forbindelser, saaledes at Enderesultatet er blevet et broget Virvar. At hans Fremstilling er ganske ubrugbar, følger af sig selv. Jeg bemærker i forbigaaende, at han ikke deler Rusconis Mening, at vort Si-Apparat er et »filtre«, men tværtimod anser det for Gæller.

Lambotte har allerede nogle Aar før Calori givet en Fremstilling af Gællekarrene og deres Forvandlinger i en Afhandling <sup>3)</sup>, der er

<sup>1)</sup> Si-Apparatets Kar bliver slet ikke omtalte.

<sup>2)</sup> Han fortæller (Pag. 27—28) i det sidstnævnte Arbejde, at han i Overværelse af sin »Ven« Panizza, »anatomico studiosissimo«, vilde injicere en Frø-Larve, at Injectionen ikke faldt smuk ud, men just derved afgav et Bevis for Rigtigheden af hans Angivelser om Gællevenernes og Gællearteriernes Sammenhæng, »sebben non entrasse molt' addentro nelle branchie, tuttavia fecessi strada per l'aorta«; hvortil maa bemærkes, at det, for at Gællevenen kan blive fyldt, naturligvis ikke er nødvendigt at Massen fylder mere end nogle Gællebuske.

<sup>3)</sup> Observations anat. et phys. s. l. appareils sanguins et resp. d. Batrac. anoures. Mem. couronnés de l'Acad. R. de Bruxelles. XIII. 1838.

»couronné« af det belgiske Academi, og forsynet med det grandiose Motto »Non verbis, sed factis«. Det lærde Selskab har just ikke haft Held med sig, ti man skal vistnok søge længe for at finde noget Sidedestykke til det, som Lambotte her byder det videnskabelige Publicum; som et instar omnium anbefaler jeg en Betragtning af hans Figurer 21 og 22, der er af den Beskaffenhed, at det holder svært at sige, om der overhovedet er noget rigtigt i dem.

En vis Whitney har i 1867 givet en ganske diletantmæssig Behandling af Gællekarrene hos Frølarven <sup>1)</sup>. Som Characteristicum kan anføres, at den fjærde Gællebue slet ikke omtales etc. etc.

Den Fremstilling som Götte giver i sin »Entwicklungsgesch. d. Unke« (1875) er ikke fri for flere grove Fejl. Han gaar ikke ind paa Arteriebuerne Forhold til Gællerne; det er altsaa kun deres Udspring og Forening som behandles. Jeg gaar ved Bedømmelsen af hans Angivelser ud fra den Forudsætning, — som vel næppe vil blive bestreden — at Bombinator væsenlig forholder sig som Rana. — Det angives f. Ex. (Pag. 753) — saa vel for yngre som for ældre Larver — at den tredje Arterie bue munder »gar nicht unmittelbar in die Aortenwurzel« (det vil sige i sammes forreste Forlængelse), men blot sender en Forbindelsesgren til anden Arterie bue og forresten fortsætter sig som Pulmonalarterie; den fjærde Bue skal munde i denne (smkn. Göttes Figurer). Dette er fuldkommen urigtigt. — Det samme er Tilfældet med hans Angivelse (Pag. 758) — aabenbart gjort uden nogen tilstrækkelig lagtagelse, men dog som altid meget positiv, »unzweifelhaft« — at »der 3. Aortenbogen nach dem Schwunde des 4. Kiemengefäßsbogens« bliver »zur einfachen Lungenschlagader seiner Seite« <sup>2)</sup>. De brede theoretiske Betragtninger, som knytter sig til disse og andre urigtige factiske Angivelser, kan jeg ikke gaa ind paa at betragte. — Si-Apparatet omtales under Navnet »Innenkiemen«.

Jeg bør ogsaa paa dette Sted notere en Bemærkning af Huxley <sup>3)</sup>: » . . . . in the present stage, the branchiæ of the tadpole are, as is well known, pouches, which present no merely superficial likeness to the branchial sacs of the Lampreys <sup>4)</sup> (!). A septum extends inwards from the concave face of each branchial arch, and the septa of the two middle arches terminate in free edges in the branchial dilatation of the pharynx. Vascular branchial tufts beset the whole convex outer edge of the branchial arch, and are continued (!) inwards in parallel transverse series

<sup>1)</sup> On the Changes which accomp. the Metamorph. of the Tadpole etc. Trans. of the Microscop. Soc. New Ser. Vol. XV Pag. 43. ff. (Quarterly Journ. of Microsc. Science. New Ser. Vol. VII).

<sup>2)</sup> Jeg kan ikke undlade at omtale en anden factisk Fejl hos Götte. Han antager, at hos Urodel-Larverne kun en Del »des wom letzten und kleinsten Gefäßsbogen geführten Blutes« gaar til Lungen (Pag. 755); man sammenligne mine Angivelser og Figurer.

<sup>3)</sup> The craniofacial Apparatus of Petromyzon. Journ. of Anat. a. Physiol. X 1876, Pag. 425.

<sup>4)</sup> Götte har en noget lignende Sammenligning.

of elevations (vore Si-Volde), which become smaller and smaller towards the free edge of each septum, near which they cease«. Det vil uden Tvivl fremgaa af foranstaaende Beskrivelse, at Ligheden mellem Frø-Larvens og Petromyzonternes Gælleapparat virkelig kun er overordenlig »superficial«.

### 8. *Coecilia (annulata)*.

Mine Angivelser om *Coecilia* refererer sig naturligvis kun til den voksne og er ogsaa hvad denne angaar ikke fri for Huller.

De to ventrale Afdelinger af Truncus udsender hver en Arterie, som løber fortil; den højre er (smlgn. Truncus) stærkere end den venstre (smlgn. Fig. 49). Arterien spalter sig først efter længere Forløb i Carotis og anden Arteriebue (smlgn. Fig. 50); hin deler sig igen i Carotis interna og externa, uden at der som det synes er en Carotidkirtel tilstede. Anastomosen mellem første og anden Arteriebue mangler. Om højre og venstre Carotis er af samme Caliber eller af forskellig, er jeg ikke i Stand til at angive. — Den venstre Aortarod er svagere end den højre; de forener sig bag Hjærtet.

Fra de to dorsale Afdelinger af Truncus udgaar Pulmonalarterierne eller rettere de fjærde Buer; den højre er stærkere end den venstre. De bøjer sig straks skarpt om og løber bagtil; paa det Sted, hvor de bøjer sig, afgaar en Arterie, noget lignende som Frøens Arteria cutanea; den løber fortil. Fra begge Pulmonalarterier gaar ligesom hos Urodelerne flere Grene til Ösophagus. — En Anastomose med anden Arteriebue er ikke tilstede.

Man sammenligne de ved Beskrivelsen af *Coecilias* Conus citerede Arbejder af Rathke, Stannius og Wiedersheim. De bedste Angivelser stammer fra sidstnævnte; han har dog overset, at Arteriebuerne er af forskellig Caliber; han omtaler, saa vidt jeg ser, heller ikke Arteria cutanea; og det er urigtigt, naar han siger, at den højre Pulmonal-Arterie ingen Ösophagealgrene afgiver. — Endvidere har Pe-

ters<sup>1)</sup> beskrevet og afbildet Arteriebuerne hos en ung *Coecilia*; den ærede Forfatter angiver, at der er en uparret Lungearterie tilstede, som først senere kløver sig — noget der ikke er mig ret sandsynligt, hvorvel der her er Tale om en anden Form (o. *compressicauda*) end den jeg har undersøgt; Genstandens Lidenhed gør en eventuel Fejl i denne Henseende let forklarlig.

### 9. Almindelige Bemærkninger om Gællerne og Arteriebuerne hos Amphibierne; deres Forhold til *Dipnoernes*.

Vi har i det foregaaende haft Lejlighed til at gøre os bekendt med forskellige Gælleformer, som optræder hos Amphibie-Larver og hos *Perennibranchiaterne*. Vi fandt hos Anur-Larverne en ejendommelig Gælleform, der specielt tilhørte denne snævert omgrænsede Dyregruppe, og hvormed vi ikke her vil beskæftige os. De andre Gæller slutter sig nøje sammen og det viste sig, at den Form, vi fandt hos Urodelernes Larver, navnlig hos Salamandras og Tritons Larver, var den simplere, oprindeligere; de andre kunde uden Vanskelighed afledes fra den, medens det omvendte vel vilde være meget vanskeligt om ikke umuligt.

Der rejser sig nu det Spørgsmaal: staar denne Gælleform i noget Forhold til de Gæller, vi træffer hos Amphibiernes lavere Slægtninge, og da først og fremmest til *Dipnoernes*? Jeg tror, ja.

Hos *Ceratodus* (smlgn. Fig. 53, A) udgaar der fra Bagranden af Gællebuerne en Hudplade, som oventil strækker sig ud over Gællebuen og fæster sig til Gællehulens Loft eller Væg; paa begge Sider af denne Plade er Gællebladene befæstede, én Række paa hver Side; Gællebladene er fasthæftede med den ene Rand, saaledes at kun den yderste Ende af dem er fri; Hudpladen med Gællebladene paa betegnes som Gælle. Tænker vi os nu (smlgn. Fig. 53, B) Gællespaltens<sup>2)</sup> øvre Vinkel ført noget fremefter — omtrent saa langt

<sup>1)</sup> Monatsberichte d. Berliner Akad. 1875, Pag. 485—86.

<sup>2)</sup> Hvad jeg i min *Ceratodus*-Afhandling har kaldt »äusere Kiemenpalte« i Modsætning til Spalterne mellem de enkelte Visceralbuer.

som hos *Polypterus* eller *Lepidosteus* eller endnu lidt længere —, derhos *Operculum* formindsket i Størrelse, saaledes at Gællernes øvre Parti (der ikke er hæftet til Gællebuerne), sidder ubedækket, medens det samtidig frigør sig fra Gællehulens Væg; tænker vi os dernæst (smlgn. Fig. 53, C) dette øvre Parti blive smallere, Gællebladenes fri Ender længere; tænker vi os endelig, at den frigjorte Del vokser ud, saaledes at den præsenterer sig som en stærk *Proces*, medens de endnu af Gællelaaget overdækte Gælleblade oblitererer, hvorved Pladen forinden bliver nøgen — saa har vi Salamander-Gællen (+ sammes Gælleplade) for os <sup>1)</sup>.

Hos *Urodelernes* Larver findes, som vi saa, fire Arteriebuer, af hvilke den sidste altid er meget tynd og afgiver Pulmonalarterien; alle fire Buer forener sig paa Craniets Underflade og det paa en lignende Maade hos de forskellige undersøgte Former. De hos *Perennibranchiaterne* tilstedeværende Forhold lader sig uden Undtagelse aflede fra dem vi fandt hos *Urodel-Larverne*; derimod er det omvendte ikke Tilfældet (smlgn. de specielle Fremstillinger). — *Anur-Larverne* slutter sig i den Maade, hvorpaa Arteriebuerne udspringer og atter forener sig, til *Urodel-Larverne*; hvad Arteriebuerne Midtpartier angaar er der derimod naturligvis paa Grund af de nye Gællers Optræden gaaet betydelige Forandringer for sig.

Forholdene hos de voksne Salamandrider staar i det hele — naar vi afser fra de nødvendige Forandringer, der staar i Forbindelse med at Gællerne er gaaede til Grunde — Forholdene hos Larverne nær. Vi finder de samme fire Arteriebuer; den tredje oblitererer dog hyppig og spiller ialfald en underordnet Rolle. Den fjerde Arteriebue er i sin

<sup>1)</sup> Salamander-Gællens Endeblad har den samme Værdi som de andre Blade: medens disse efterhaanden henimod Stammens Ende til danner spidsere og spidsere Vinkler med Aksen, er Endebladets Vinkel med samme = 0.



største Udstrækning forstærket; Pulmonalarterien erholder den største Del af sit Blod — eller alt — gennem den fjerde Bue, det Stykke af denne, som sætter Pulmonalarterien i Forbindelse med anden og tredje Bue og som før var det stærkeste; er nu ganske tyndt; anden bliver stærkere, saaledes at den oprindelige Ensartethed mellem de tre første Buer udviskes; Anastomosen mellem første Bue og Aortaroden bliver svagere eller oblittererer. Men hvad iøvrigt angaar Maaden, hvorpaa Arteriebuerne udspringer og træder sammen, forbliver Forholdene uforandret bestaaende. — Hos Anurerne er Forandringerne større; den tredje Bue forsvinder altid, ligesaa Anastomosen mellem første Bue og Aortaroden; heller ikke den fjerde Bue staar mere i Forbindelse med Aortaroden.

Hos *Ceratodus* genfinder vi i den Maade, hvorpaa Arteriebuerne afaar fra Truncus, ligesom ogsaa i den Maade, hvorpaa de atter træder sammen, lignende Forhold som hos Urodel-Larverne. Hint har vi alt betragtet i forrige Afsnit. Hvad det sidste angaar bemærker vi, at Lungearterien nøjagtig afaar paa en lignende Maade; og naar vi tænker os, at Anastomosen mellem første og anden Bue hos *Ceratodus* vandr, saaledes at den sluttelig munder i Aortaroden, saa er ogsaa Billedet af Arteriebuerne Sammentræden ganske det samme <sup>1</sup>). Og den voksne Salamander ligner i disse Stykker ikke *Ceratodus* mindre end Larven gør det.

Ogsaa de Partier af Arteriebuerne, der hos Salamandride-Larverne staar i nærmere Forhold til Gællerne, kan afledes fra Forhold hos *Ceratodus*. Hos *Ceratodus* og Knokkelganoiderne findes en Hoved-Gællevene (der forøvrigt hos *Ceratodus* paa et langt Stykke er spaltet) forløbende langs Gællebuen,

<sup>1</sup> Det er interessant, at der i Henseende til Arteriebuerne Foreningsmaade egenlig er en større Lighed mellem Frølarverne og *Ceratodus* end mellem Urodel-Larverne og *Ceratodus*; dette er naturligvis kun at opfatte som Analogi.

mellem denne og Gællearterien; foroven modtager den en Gren, som har samlet de smaa Vener fra de Gælleblade, der sidder paa det øverste Parti af Gællen (smlgn. Fig. 54, A). Det er denne Gren, der i Overensstemmelse med Omdannelsen af Gællerne hos Urodel-Larverne optræder som Hovedstamme; Hovedvenen holder sig kun anselig paa første Gællebue, idet den omdannes til Carotis externa, medens den (sandsynligvis) paa de to følgende Gællebuer bliver til Anastomoserne *y* og *z*. Anastomoserne *x* er derimod Nydannelser ligesom de tilsvarende paa anden (og tredje) Gællebue. — Den Maade, hvorpaa Gællevenene og Gællearterierne i de enkelte Blade forløber (Venens langs den ydre, Arterien langs den indre Rand), er den samme hos Fiskene og hos Urodel-Larverne.

Saaledes har vi set, i hvilket nøje Forhold Arteriebuer og Gæller hos Salamandride-Larverne staar til *Ceratodus*. Det er mærkeligt, — man lægge vel Mærke hertil —, at man ikke kan sige ganske det samme om Forholdene hos Perennibranchiaterne; deres Vej gaar først gennem Salamandride-Larverne til *Ceratodus*.

## C. Slutning.

### 1. Om Amphibiernes Forhold til Dipnoi og Knokkelganoiderne. — Perennibranchiaternes Stilling.

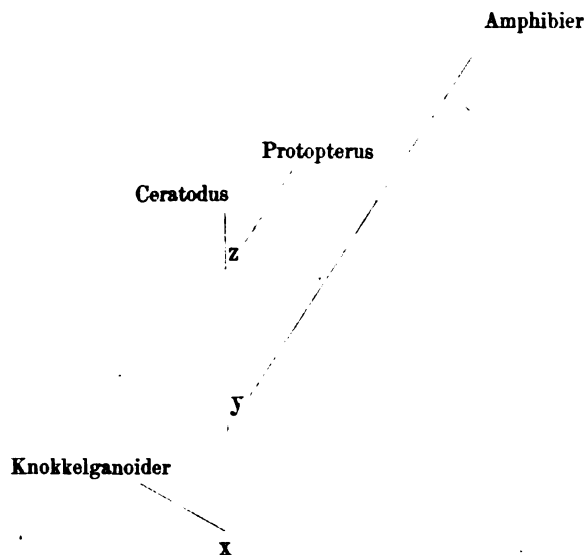
Jeg har allerede gentagne Gange i det foregaaende <sup>1)</sup> haft Lejlighed til at henvise til den store Overensstemmelse, som i flere Henseender viser sig mellem Ceratodus og Amphibierne. Vi saa, hvorledes den typiske Amphibie-Conus trods al Forskellighed, dog tydelig nok viste tilbage paa Ceratodus' Conus, og kun paa denne; vi fandt det samme udtale sig i Truncus' Bygning; endvidere let at opfatte i den Maade, hvorpaa Arteriebuerne forener sig til Aorta, og i Lungearteriernes Udspringsmaade. Jeg kan endnu henvise til, at Sinus venosus hos begge er delt i en Pulmonalis-Afdeling og en Afdeling for Legemets Vener; og for ogsaa at anføre Exempler hentede fra andre Organsystemer, til Sammenvoksningen mellem Palato-Quadratum og Craniet, til visse Punkter i Genitalsystemet, til Lugteorganet. Men skarpest udtaler Slægtskabet sig dog efter min Mening i Conus arteriosus; den Lighed, som vi der træffer, kan ikke være Analogi.

Er det da saa, at Amphibierne kan afledes directe fra Dipnoi? Sikkert ikke. Der er Kendsgærninger der afgjort viser tilbage over Gruppen Dipnoi, saaledes som vi efter de

<sup>1)</sup> Man sammenligne de foregaaende Afsnits Slutnings-Kapitler.

hidtil bekendte (levende) Former maa omgrænse den. Jeg vil her blot anføre ét Exempel. Amphibiernes Tandsystem opviser langt primitivere Forhold end Dipnoernes. Tænderne hos Ceratodus og Protopterus (Lepidosiren) er efter mit Skøn at opfatte som opstaaede ved en Sammenvoksning af mange Tænder (man sammenligne deres Bygning); dog, om man end ikke vil antage dette, saa er det dog paa ethvert Fald klart nok, at vi i Amphibiernes Tandsystem har langt primitivere Dannelser for os, end dem vi møder i Dipnoernes Tænder.

Ved dette Exempel — som jeg let kunde forøge med andre — er det alt blevet tydeligt, at der ikke kan være Tale om at aflede Amphibierne *directe* fra Dipnoerne. Den fælles Stamform for dem og Dipnoi maa altsaa søges i disses Ane-Række. En Betragtning af Skemaet Pag. 351 i min Ceratodus-Afhandling, hvilket jeg vil tillade mig at gentage her,



viser nu, at hin Stamform maa søges mellem *x* (den hypotetiske fælles Stamform for Knokkelganoider og Dipnoi) og Ceratodus; ti Formen *x* maa f. Ex. endnu have været for-

synet med en ret Conus, med en lang Truncus etc., da saadant endnu findes hos Knokkelganoiderne; medens den fælles Stamform (*y*) for Amphibier og Dipnoi allerede maa have været forsynet med en spiralsnoet Conus, med en kort Truncus etc.

Hermed er den Stilling retfærdiggjort, som jeg har givet *y* i Stamtræet; og under den Forudsætning, at de Overensstemmelser mellem Amphibier og Dipnoi (*Ceratodus*), hvorpaa jeg har støttet mig, ikke er blotte Analogier men virkelig Tegn paa Slægtskab, er den bevist <sup>1)</sup>.

En simpel Slutning heraf og af det Resultat om Slægtskabet mellem Knokkelganoider og Dipnoi, hvortil jeg i min *Ceratodus*-Afhandling er kommen (smlgn. foranstaaende Stamtræ), er den, at Slægtskabet mellem Amphibier og Knokkelganoider ikke kan være saa særdeles fjærnt. Dette Resultat finder jeg ogsaa mangfoldig bekræftet; jeg erindrer her om Lungernes og Lungearteriernes Forhold etc.; det kan end-

<sup>1)</sup> Det er ikke ualmindeligt at træffe den Mening, at der bestaar et særdeles nøje Slægtskab mellem Dipnoi og Chimæra; som Punkter, der skulde vise saadant, har man f. Ex. anført Tænderne (der dog rigtignok kun synes at frembyde temmelig fjærne Ligheder) og Palato-Quadratum. Holder vi fast ved begge disse to Punkter som Tegn paa et Slægtskabsforhold, maa Chimæra nedstamme fra en Form, der staar mellem *y* og *Ceratodus* (smlgn. vort Skema); ti *y* maa endnu have haft simple Tænder. Opgiver vi Tænderne, maa den fælles Stamform for Chimæra og *Ceratodus*, ifald Palato-Quadratus Forhold virkelig er et Tegn paa Slægtskab, dog ialfald staa mellem *x* og *y*; ti *x* maa endnu have været i Besiddelse af et frit Palato-Quadratum. — Den Slutning, til hvilken vi saaledes kommer, naar vi opfatter Palato-Quadratus Forhold her som andet end Analogi, synes dog lidt farligt, naar vi tager i Betænkning, at Chimæra endnu har lignende Copulationsorganer som Hajerne, (endnu) ingen Svømmeblære, endnu ikke en eneste Knokkel, et fra Knokkelganoidernes og *Ceratodus*' grundforskelligt Hjærte og Conus etc. Paa den anden Side skal det gjerne indrømmes, at Chimæra i nogle Punkter synes at staa Ganoiderne nærmere end Tilfældet er med de andre Elasmobranchiater (jeg erindrer om Operculum), men dens Udgangspunkt er langt dybere i *Ceratodus*' Ane-Række end man hyppig er tilbøjelig til at antage.

videre heller ikke være nogen Trivl underkastet, at der i Knokkelganoidernes Hovedskelet tildels findes nære Berøringspunkter med Amphibiernes; jeg erindrer om Existensen af en Over- og Mellemkæbe, hvilke Dannelser findes paa en lignende Maade hos Amphibier og f. Ex. Polypterus, medens de er gaaede til Grunde igen hos Ceratodus; og Huxley har allerede (i sin Vertebraternes Anatomi) peget hen paa, at Vomer er parret saa vel hos Knokkelganoider som hos Amphibier.

Vi har i det foregaaende stedse fundet, at de Forhold vi træffer hos Perennibranchiaterne let og utvungent lader sig aflede fra de Forhold, som vi finder hos Salamandride-Larverne. Dette fandt vi ved Betragtningen af Conus, af Truncus, af Arteriebuernes Udspingsforhold, af den Maade, hvorpaa disse atter samlede sig, af Gællernes Forhold; aldrig var derimod det omvendte Tilfældet: det vil sige, aldrig fandt vi, at Forholdene hos Salamandride-Larverne — naar der var Forskel tilstede — kunde afledes fra de hos Perennibranchiaterne herskende; det var bestandig saa, at de oprindeligere Forhold tydelig nok optraadte ikke hos Perennibranchiaterne, men hos Salamandride-Larverne.

Anderledes gaar det heller ikke, naar vi f. Ex. betragter Hovedets Skelet. Ved Wiedersheims omhyggelige Undersøgelser<sup>1)</sup> er det blevet tilstrækkelig godtgjort, hvor nøje Perennibranchiaterne slutter sig til Salamandride-Larverne i Hovedets Skelet. Og derhos er det netop saaledes, naar man nærmere ser Sagen an, at Salamandride-Larverne ogsaa her, som det synes helt igennem, viser mere primitive Forhold end de andre, Forhold, der mere slutter sig til dem vi maa vente hos Stamformen for alle Amphibier, end dette er Til-

<sup>1)</sup> Das Kopfskelet der Urodelen. Morphologisches Jahrbuch, 3. Band 1877.

fældet med de hos Perennibranchiaterne forhaandenværende. Naar vi f. Ex. hos disse ikke finder nogen Overkæbe og en lille Mellemkæbe, da er det meget langt fra, at vi tør anse dette for en oprindeligere Tilstand end den, der findes hos Salamandride-Larverne, tværtimod er det en Consequens af de nys om Amphibiernes Slægtskabsforhold udviklede Betragtninger, at den fælles Stamform for alle Amphibier har haft en vel udviklet Mellem- og Overkæbe. Og paa en lignende Maade vil vel andre Forskelle mellem Craniumet hos Salamandride-Larverne og hos Perennibranchiaterne være at opfatte.

I Henhold til disse Betragtninger er vi altsaa komne til det Resultat, at Perennibranchiaterne peger tilbage paa en Form, som sluttede sig paa det nøjeste til Salamandridernes Larver. Dette vil atter, naar vi slutter os til den gængse Anskuelse, der i Perennibranchiaterne ser en Gruppe af primitive, gamle, Former, sige, at den fælles Stamform for Urodelerne i sin Bygning næppe var forskellig fra en Salamander-Larve.

Men hvis det nu skulde vise sig, at denne Slutning: at Urodelernes Stamform paa det nøjeste slutte sig til Salamandride-Larven, er en Umulighed, ja saa vilde dermed Forudsætningen: at vi i Perennibranchiaterne har en Gruppe primitive Former for os, blive usandsynlig. Og en nøjere Betragtning fører saa vidt jeg skønner med Nødvendighed til et saadant Resultat.

Det er allerede i og for sig en betænkelig Sag at antage, at en Larve skulde være en nøjagtig Gentagelse af et phylogenetisk Stadium. Overalt ellers træffer vi under Ontogenesen, hvad man kort — om end maaske ikke godt — har betegnet som »Fälschungen der Ontogenie« (et Udtryk, som jeg ikke véd at finde nogen adækvat dansk Gengivelse for); man kunde maa-ske sige, at et ontogenetisk Stadium med den Indskrænkning modsvarer et phylogenetisk, at der altid er — større eller

mindre — Tilpasninger dels til det paagældende Stadiums eget specielle Behov, dels til det Liv som senere Stadier, og da hovedsagelig den voksne, fører. Disse Tilpasninger er sædvanligvis paa ingen Maade smaa; de er undertiden — netop hos fritlevende ontogenetiske Stadier — saa store, at det er langt lettere at se de phylogenetiske Forhold ud fra det udviklede Dyr end fra Ontogenesen. Man vil erindre, at nogle Naturforskere har troet i visse Crustacé-Larver (Zoëa) at finde en Stamform repeteret; det vil maaske ogsaa være bekendt, at disse Anskuelser er fuldstændig strandede. Og her skulde man finde en saadan Repetition? det ser allerede, naar man kender hine Forsøgs Skæbne, lidt farligt ud.

Men langt vigtigere Momenter til Bedømmelsen af Spørgsmaalet kan man hente fra en nærmere Betragtning af Larverne.

Rusconi <sup>1)</sup> har for mange Aar siden gentagne Gange og med stor Kraft pointeret, at Lungerne er uden respiratorisk Betydning for Salamandriderne, saa længe de endnu er Larver. Denne Anskuelse støttes i Virkeligheden ogsaa baade af Experimentet og af den anatomiske Iagttagelse. Rusconi <sup>2)</sup> har sat Triton-Larver ned i rindende Vand i et tillukket men gennemhullet Kar; de var udelukkede fra at komme op til Vandets Overflade, kunde altsaa ingen Luft faa ind — og dog trivedes de fortræffelig, trods det at Lungerne selvfølgelig ikke har kunnet fungere som Respirationsorgan, hvilket er afhængigt af en Fornyelse af Lungeluften; naar denne ikke fornyes, vil en Udvikling af Kulsyre paa et vist Punkt stanse og den i Lungerne indeholdte Luft forblive uforandret. Lungernes Betydning for de omtalte Larver maa altsaa under alle Omstændigheder være en underordnet, naar de ganske kan undvære Brugen af dem. Men selv en ganske ringe respira-

<sup>1)</sup> Se navnlig *Circolazione d. Larve d. Salamandre acquatiche*, 1817, Pg. 29 ff.

<sup>2)</sup> L. c. Pag. 41—42.



torisk Rolle er jeg tilbøjelig til at tilskrive dem; de Bevægelser med Mundhulens Bund, hvorved de voksne Urodeler pumper Luft ind gennem Næseboerne, iagttages aldrig paa Larverne førend i Metamorphosens sidste Stadier; og hvorledes de ellers skulde kunne faa Luft ned i deres Lunger synes en fuldkommen Gaade, navnlig naar man tager de store Gællespalter og den uhyre lille Aabning, ved hvilke Luftrøret staar i Forbindelse med Pharynx, i Betragtning. Man kan ikke herimod indvende — hvad jeg ogsaa selv tit nok har iagttaget — at Larverne jo dog kommer op til Vandets Overflade og snapper Luft, som de iøvrigt straks slipper ud igen, naar de har trukket Snuden ned under Vandets Overflade; ti det samme kan man ogsaa se f. Ex. Guldfisk gøre, og jeg antager, at der her som der er Tale om en Slags Svælg-Respiration af underordnet Betydning <sup>1)</sup>. Det tør saaledes antages for givet, at Larvernes Lunger er uden Betydning

<sup>1)</sup> Perennibranchiaterne kommer — smlgn. Neill (Siren) i Isis 1832. Pag. 698—699; L. Vaillant (Siren), Annales d. Sc. nat. IV. Sér. Tome 19, Pag. 340—341; Gibbes (Menobranchus), Boston Journal of Nat. Hist. VI, Pag. 369; Configliachi e Rusconi, Del Proteo anguino, Pag. 29 — ligesom de omtalte Larver op til Vandets Overflade og snapper Luft, der som det synes sædvanligvis slippes ud gennem Gællespalterne. Rusconi, som har berettet om Proteus, gør (l. c.) følgende fortræffelige Bemærkning: «... il *proteo* ha di bisogno non altrimenti che un pesce di venire a quando alla superficie per prendere in bocca dell' aria.» — Den ovennævnte formodede Svælg-Respiration er iøvrigt om end af underordnet saa dog ikke uden al Betydning; i stillestaaende Vand døde saa vel Anur-Larver og Fiske (Rusconi, Descr. anat. d. organi d. circol. d. Larve d. Salamandre acq., Pag. 29—31) som ogsaa Salamander-Larver (Palmén, Z. Morph. d. Tracheensystems, Pag. 142 Anm.), naar man forhindrede dem fra at komme op til Vandets Overflade., Jeg selv har rigtignok et Par Salamander-Larver, der i det Øjeblik da nærværende Bemærkning nedskrives har været afspærrede fra Vandets Overflade i c. 2 Maaneder, og som synes at befinde sig meget vel; de prøver endnu af og til paa at komme op til Overfladen. Da Forsøget imidlertid er anstillet paa en kold Aarstid og Livsvirksomheden som en Følge deraf i det hele er nedstemt, tillægger jeg det ingen Værdi overfor Rusconis og Palméns Iagttagelser.

for Respirationen eller ialfald — det kan ingen nægte — at deres Betydning dog kun er en fuldkommen underordnet. Hermed staar ogsaa i nøjeste Forbindelse den ejendommelige Maade, hvorpaa Lungerne modtager deres Blod, hvorved det er givet, at der kun tilføres dem arterielt Blod. — En saadan Indretning har ikke været tilstede i Salamandridernes Ane-Række; hos Dipnoerne har Lungerne en eminent respiratorisk Betydning, hos de voksne Salamandrider ogsaa, og midt inde mellem begge Grupper skulde der have været en Form, hvor Lungerne nok var godt udviklede men uden respiratorisk Betydning; det er ikke muligt.

Et andet Punkt, der viser, at Salamandride-Larverne ikke kan repræsentere et phylogenetisk Stadium, er fjerde Arterie-bues Forhold. Dette Kar er hos Dipnoerne stærkt, ligesaa hos de voksne Salamandrider; hos Larverne derimod er det et tyndt, særdeles tyndt, Kar, som aabenbart kun har en Existens af den Grund, at det senere bliver benyttet; vi finder altsaa her ligesom ved Lungerne et Forhold, som i og for sig, naar vi betragter Larven alene, er uforstaaeligt, som først da faar Liv, naar vi refererer det til Forhold hos den voksne.

Hermed maa det være tilstrækkelig godtgjort, at Salamandride-Larven ikke — ligesaa lidt som nogen anden Larve — er en Repetition af et phylogenetisk Stadium; og dermed er det — man betragte vort Udgangspunkt — tillige gjort usandsynligt, at Perennibranchiaterne skulde være primitive Former <sup>1)</sup>.

Der synes saaledes ikke at være levnet os nogen anden Antagelse end den, at Perennibranchiaterne er Larver. Det

<sup>1)</sup> En umiddelbar Betragtning af Sirens Forhold — den 4. Arterie-bue, de store, veludviklede, men ligesom hos Salamandride-Larverne sikkert functionløse Lunger — fører isøvrigt for dens Vedkommende directe til det samme Resultat. For Menobranchus' og Proteus' Vedkommende er den ovenfor anvendte indirecte Bevisførelse derimod vistnok nødvendig.

er da ogsaa min Anskuelse, men med den væsenlige Modification, at det er Larver, som har mistet Evnen til at forvandle sig. At det skulde være slet og ret Larver, at de skulde være i Stand til at forvandle sig, er af flere Grunde uantageligt. Det maa for det første — da der næppe kan være Tale om at henhøre saadanne Former som Siren og Proteus til nogen bekendt Salamandride — siges at være højst usandsynligt, at de udviklede Former, der jo maatte være Dyr af en anselig Størrelse, skulde være undgaaede vor Opmærksomhed, medens Larverne i lange Tider har været bekendte. Men til denne rent ydre Omstændighed kommer andre af langt større Vægt. Baade Menobrachus og Proteus mangler den fjærde Arteriebue, der aabenbart er et nødvendigt Led af en Salamandrides Lungearterie; hertil kommer deres Lungers højst reducerede Tilstand, der er meget forskellig fra hvad vi finder hos Salamandride-Larverne. Ogsaa hos Siren finder vi, at den 4. Arteriebues Forhold er et saadant, at en Lungearterie som hos en normal Salamandride vanskelig kan tænkes dannet; men Siren er dog ialfald den af Perennibranchiaterne, for hvis Vedkommende en Forvandling snarest kunde tænkes, om den end forekommer mig meget usandsynlig.

Derimod synes mig den Antagelse — der saa vidt vides her for første Gang fremsættes — at vi i Perennibranchiaterne har at gøre med modificerede Salamandride-Larver, der har mistet Evnen til at metamorfosere sig, at have alt for sig. Dermed er Nøglen given til en Forstaaelse af deres mærkelige Organisations-Forhold. Man tænke sig Salamandride-Larver stanse paa Larve-Trinnet og dernæst i en lang Række Generationer tilpasse sig mer og mer til det udelukkende Liv i Vandet. Vi vil da først faa en Form som Siren, hvor den 4. Arteriebue er begyndt at reduceres, men hvor Lungerne endnu er vel udviklede; og vi vil dernæst komme til Former som Menobrachus og Proteus, som ganske har

opgivet den overflødige 4. Arteriebue og hvor de ligeledes betydningsløse Lunger er reducerede til et Minimum. Og det forekommer mig, at man saa meget mindre bør være utilbøjelig til en saadan Antagelse, som Urodelgruppen allerede frembyder betydelige Tilnærmelser til et saadant Forhold: Triton alpestris og andre bliver undertiden kønsmodne i Larveskikkelsen, visse Amblystomer forbliver i Reglen Larver hele Livet igennem (Siredon); — Siren <sup>1)</sup>, Menobranchus, Proteus bliver aldrig andet end Larver og kan paa Grund af indtraadte Modificationer i deres Bygning ikke blive til andet <sup>2)</sup>).

Perennibranchiaterne er altsaa ikke gamle Former, men tværtimod meget nye; de er at aflede fra caducibranchiate Urodeler, ikke omvendt, som hidtil antaget.

## 2. Om Adskillelsen eller Ikke-Adskillelsen af to Blodarter hos Amphibierne.

Naar vi betragter Circulationssystemet hos en sædvanlig, ikke med Lunger eller Lunge-lignende Organer forsynet, Fisk, saa er det klart, at en saadan, hvad Adskillelsen af to Blodarter i Legemets Kar angaar, maa forholde sig paa en lignende Maade som et af de højeste Hvirveldyr; Indretningerne er højst forskellige, men Resultatet er for saa vidt det

<sup>1)</sup> Det er alt flere Gange i denne Afhandling blevet fremhævet, at Siredon og Siren viser specielle Overensstemmelser med hinanden (i Truncus, i den Maade hvorpaa Gælleveenerne forener sig og Lungearterien afgaar); maaske er Siren en gennem mange Generationer forandret Axolotl.

<sup>2)</sup> Den Mysis-Form (*M. relicta* Lovén), som lever i de store norske og svenske Indsøer, er som G. O. Sars viser (Crust. d'eau douce de Norvège, Pag. 40) at opfatte som en Varietet af den arctiske *Mysis oculata*, udmærket ved at være bleven staaende paa et umodent Stadium (det er navnlig sidste Haleled, men dog ogsaa andre Punkter, hvori »un développement un peu arrêté« udtaler sig). Som man vil se, frembyder *Mysis relicta* en tydelig, om end forholdsvist fattig Analogi til Perennibranchiaterne.

samme, som der i Legemets Arterier passerer arterielt, i Legemets Vener venøst Blod, medens det omvendte er Tilfældet i de Kar, der fører Blodet til og fra Respirationsapparatet: om en Blanding af gennemaandet og ikke gennemaandet Blod er der ikke Tale. — Amphibie-Larverne synes heri væsentlig at forholde sig som sædvanlige Fiske.

Hos Knokkelganoiderne maa Forholdet allerede være anderledes. I Legemets Arterier vil der nu som før kun cirkulere gennemaandet Blod; men det i Hjærtet værende, for Gællerne bestemte Blod er derimod blandet, idet der er kommet Lungeveneblood, altsaa arterielt Blod, til; og Lungen, der jo forestiller en Del af Respirationsapparatet, forsynes med Blod, der allerede har været i Gællerne. — Hos Dipnoerne passerer der i Legemets Arterier kun arterielt, i Legemets Vener kun venøst Blod; men det maa dog bemærkes, at der i Legemets Arterier — ialfald hos Ceratodus — tildels findes en Blodmasse, der er en Blanding af Blod der er mere og af Blod der er mindre gennemaandet (smlgn. min Ceratodus-Afhandling); og Lungen forsynes endnu bestandig med arterielt Blod, om end med saadant, som er mindre intensivt respireret end det i Legemets Arterier (ialfald er det saa hos Ceratodus); om det til Gællerne førte Blod se den nævnte Afhandling.

Idet Naturen opgiver Gælleaandingen, idet den saa at sige gør et energisk Forsøg paa at danne en rent luftaandende Hvirveldyr-Typus, er det som om hele Circulations-systemet rammes af en Catastrophe. Der maa føres en lang Kamp for her atter at naa det samme Maal: at der i Legemets Arterier passerer rent arterielt Blod, i Respirationsapparatets venøst, en Kamp, som vi indenfor Amphibiernes Gruppe træffer under forskellige Former, som endnu fortsættes hos Reptilierne, indtil den endelig fuldkommen naar sit Maal hos Fugle og Pattedyr.

Hos Salamandriderne træffer vi kun svage Forsøg

paa en Adskillelse af to Blodarter; Legemets Arterier fører Blod, som i meget høj Grad er blandet, og som i det højeste kun er lidet forskelligt fra Blodet i Lungearterierne. Hos nogle (Triton) opgives undertiden ogsaa det sidste Forsøg paa en Adskillelse; en lignende, blandet Blodart circulerer da i Legemets Arterier og i Respirationsapparatets. — Ogsaa hos Coecilierne er Forsøget paa en Adskillelse definitivt opgivet.

Anderledes forholder Anurerne sig. Ved Modificationer af de hos Salamandriderne forhaandenværende Forhold naas det, at der i Lungearterierne circulerer en venøs Blodart, som stammer udelukkende fra Hjærtets højre Forkammer, medens der paa den anden Side i Legemets Arterier findes en kun lidet blandet arteriel Blodart. Der er dernæst her blevet uddannet et kraftigt nyt Respirationsapparat, der forøvrigt allerede hos Salamandriderne er af væsenlig Betydning <sup>1)</sup>, nemlig Huden; og ogsaa det forsynes med lignende Blod som Lungerne. Men idet det ved Hudrespirationen »rensede« Blod gaar til de almindelige venøse Baner, er der heller ikke her nogen skarp Adskillelse tilstede, og det Blod, der fra Hjærtet gaar til Lungerne og til Huden, er, som man vil forstaa, ikke rent venøst.

---

<sup>1)</sup> En Salamander, man forhindrer i at aande med sine Lunger, lever endnu 5—6 Timer, en Triton (i Vand) 24—28 Timer (se Fischer, Anat. Abb. u. d. Perennibranch. u. Derotremen 1864).



## Forklaring af Figurerne.

### Tab. I.

Fig. 1. Den forreste Del af Conus af en *Salamandra maculosa* med den forreste Række Klapper, udbredt. *sp* Spiralfolden, afskaaren.

Fig. 2. Conus og Truncus arteriosus af *Salamandra maculosa*, fra Undersiden. En Del af den ventrale Væg er borttagen; Truncus er let skematiseret. *I, II, IV* Afdelinger af Truncus, svarende til Arteriebuerne Nr. 1, 2, 4; *pp* en Børste som er lagt ind i Afdelingen Nr. IV. *ct* Grænse mellem Truncus og Conus. 3, 4 to af Klapperne i den forreste Række, der er ramte af Snittet; de svarer — ligesom 2 — til dem i Fig. 1 som er betegnede med samme Ziffer. *sp* Spiralfold. *vd, vd', vd''* Klapperne i den distale Række; mellem dem er Indgangen til Ventriklen, *ve*.

Fig. 3. Conus af en *Triton punctatus*, udbredt <sup>1)</sup>. *tr* Truncus, *co* Conus, *ct* Grænse mellem begge, *sp* Spiralfolden.

Fig. 4. Conus af en anden *Triton punct.*, udbredt; den bageste Række Klapper med det Stykke Conus-Væg, hvorpaa den sidder, er borttagen. *sp-sp* den i smaa Knuder opløste Spiralfold.

Fig. 5. Conus af en *Triton cristatus*, kun det forreste Parti. Et Stykke af Klappen Nr. 2 har sondret sig og danner en femte Klap, *2'*. *sp* Lævning af Spiralfolden.

Fig. 6. Conus af en anden *Triton cristatus*, kun det forreste Parti. *sp-sp* den i smaa klapagtige Stykker opløste Spiralfold.

Fig. 7. Forreste Klaprække af en *Triton alpestris*. Klap Nr. 2 er hos det her afbildede Exemplar usædvanlig lille.

Fig. 8. Conus af *Siren*, udbredt.

Fig. 9. Conus af *Menobanchus*, udbredt.

Fig. 10. Conus af *Proteus*, udbredt. *tr* Truncus, *co* Conus, *ve* Ventrikel.

<sup>1)</sup> Det følger af sig selv, at det ikke er muligt at udfolde disse og andre spiralsnoede Coni i et Plan; der danner sig altid Buler, som i Figurerne for Simpelheds Skyld er udeladte.

Fig. 11. Den forreste Klaprække af Conus af en *Rana platyrrhina*, med en fjærde, rudimentær Klap (Nr. 4). *tr*s den horizontale Truncus-Skillevæg. *sp* Spiralfolden, afskaaren.

Fig. 12. En Klap af den distale Række af Triton cristatus.

Fig. 13. Conus og Truncus af en *Rana platyrrhina*; en Del af den ventrale Væg er bortskaaren; Truncus let skematiseret. *I, II, III + IV* de tre Truncus-Afdelinger (Carotis-, Aorta- og Pulmonalis-Canalen). *pp* Børste indlagt i Afdelingen III + IV. *1 a, 2, 3* Klapper af forreste Række, *3* gennemskaaren. *sp* Spiralfolden, *tr* Truncus, *co* Conus.

Fig. 14. Snit gennem Conus af en *Rana platyrrhina* paa Grænsen af Truncus; set forfra. Betegnelserne er de samme som i Fig. 11; *1 a* og *1 b* de to Partier af Klappen Nr. 1; *a* det Sted hvor samme er hæftet til Conus-Væggen.

Fig. 15. Snit af samme Conus, længere tilbage; set forfra. Betegnelserne som i forrige Figur.

Fig. 16. Snit gennem den forreste Ende af Conus af en Larve af *Rana esculenta*, set bagfra. Betegnelserne svarer til dem i de foregaaende Figurer.

Fig. 27. Hjærte af Pipa (♀). *tr* Truncus, *co* Conus, *ve* Ventrikel, *at* Atrium. *per* Udposning af Pericardet; det øvrige Pericard er fjærnet.

Fig. 18. Conus af en *Coecilia annulata*, udbredt. *sch* Mærker efter den bortskaarne verticale Truncus-Skillevæg.

Fig. 19. Hjærtet af en Siredon. *tr* Truncus, *co* Conus, *ct* Grænse mellem begge, *ve* Ventrikel, *at* Atrium.

Fig. 20. Hjærtet af en Siren; Atriet borttaget. *1, 2, 3 + 4* mediane Partier af Arteriebuerne.

Fig. 21—23. Snit gennem Truncus af en voksen Salamandra, *21* det bageste, *23* det forreste af de tre. *m* muskuløs Del af Væggen, *ad* Adventitia (Bindevæv), *I—IV* de fire Truncus-Afdelinger.

Fig. 24. Tværnit af Truncus af en Salamandra-Larve.

Fig. 25. Tværnit af Truncus af en Siredon. *bp* Bindevævs-Puder paa Truncus' Skillevægge. De øvrige Betegnelser svarer til dem i Fig. 21. Afdelingerne III og IV er paa dette Sted forenede.

Fig. 26—30. 5 Snit af Truncus af en Siren; *26* det forreste, *30* det bageste. Betegnelserne svarer til dem i foregaaende Figur.

### Tab. II.

Fig. 31. Arteriebuerne af en Salamandra-Larve; Figuren er let skematiseret. *tr* Truncus; *1 a—3 a* de tre Gællearterier; *1 v—3 v* de tre Gællevener; *4* fjærde Arteriebue <sup>1)</sup>; *ce* Carotis externa, *ci* Carotis interna; *av* Aortaroden, *ao* Aorta; *p* Pulmonalarterie; *x* Anastomoser mellem *ce*

<sup>1)</sup> Lithographen har gjort den fjærde Arteriebue — til *a* — og Anastomoserne *y* og *z* vel stærke.



og 1 *a*; *y* Anastomose mellem 2 *a* og 2 *v* (de mellem *y* og 2 *a* er udeladte); *z* Anastomose mellem 3 *a* og 3 *v*. De græske Bogstaver, se Teksten.

Fig. 32. Arteriebuer fra højre Side af en Salamandra-Larve i Metamorphose<sup>1)</sup>. *co* Conus; 1 *a'*, 1 *v'*, 2 *a'*, 2 *v'*, 3 *v'* Lævninger af de oblittererede Partier af Gællekarrene; *rm* Lævning af Rete mirabile paa fjerde Bue; *cd* Anlæg til Carotide-Kirtlen<sup>2)</sup>; *cu* Grene fra Stykket  $\alpha-\rho$  af fjerde Bue. 1, 2, 3, 4 de fire Arteriebuer. De øvrige Bogstaver som i Fig. 31.

Fig. 33. Stykke af anden Arteriebue af en lignende ung Salamander. *y*<sup>1</sup>, *y*<sup>2</sup> to af Anastomoserne mellem *y* og Gællearterien, som har udvidet sig. De andre Bogstaver som før.

Fig. 34. Arteriebuerne af en udviklet Salamander<sup>3)</sup>, udbredte efterat den højre Aortarod er gennemskaaren. *cd* Carotidkirtlen; *oe* Ösophageal-Grene fra Lungearterierne; *s* Arteria subclavia. De andre Betegnelser som før.

Fig. 35. Den fjerde Gællebue af en Salamandra-Larve. 4 fjerde Arteriebue: *kp* Gællepladen; *kpg* Kar i samme som forbinder sig med Karrene i Mundhulens Bund; *gr* »gill-rakers«: *gra* et Kar der løber langs Gællebuens indre Rand.

Fig. 36. Gællevenernes Forening hos Siredon. Bogstaverne som i Fig. 31.

Fig. 37. Arteriebuerne hos Siren<sup>4)</sup>, Skema. 3 *a* + 4 Kar dannet ved Foreningen af et Stykke af tredje Gællevene og et Stykke af fjerde Arteriebue; *s* Arteria subclavia; *awc* en fra Aortaroden udspringende Arterie, der begiver sig til Hovedet, og som almindelig findes hos Urodelerne; da den er uden Interesse for os, er den for Simpelt Skyld i Reglen udeladt. De andre Bogstaver som i Fig. 31. — Smlgn. ogsaa Fig. 52.

Fig. 38. Gællearterier etc. af Menobranchus.

Fig. 39. Gællevenernes Forening etc. af Menobranchus. Smlgn. Fig. 31. *awc* se Fig. 37.

Fig. 40. Arteriebuerne af Proteus. Smlgn. Fig. 31.

Fig. 41. Mundhulens Gulv etc. af en Rana-esculenta-Larve, noget skematiseret. Ved et Horizontalsnit er Mundhulens Loft fjærnet. *Z* Tungen; *Mh* Mundhulens Gulv; *v* Velum; *oes* Ösophagus. *Ks*<sup>1</sup> første (indre) Gællespalte, mellem Hyoidbuen og første Gællebue; *Kb*<sup>1</sup>, *Kb*<sup>2</sup>, *Kb*<sup>3</sup>, *Kb*<sup>4</sup> de fire Gællebuer med Siapparaten; *Kh* Gællehulen; *Kl* Gælle-

<sup>1)</sup> Under Lithographeringen er der desværre indløben den Fejl, at 3 og 4 er fremstillede som sammensmæltede i deres mediane Parti; de forholder sig i Virkeligheden ligesom i Fig. 84.

<sup>2)</sup> Om Carotide-Kirtlens Udvikling vil jeg senere publicere en mindre Meddelelse.

<sup>3)</sup>  $\alpha-\rho$  paa begge Sider, samt den venstre 3 (paa højre Side i Fig.), er bleven for stærke.

<sup>4)</sup> *z*,  $\rho-\gamma$ , 4 samt *y* er svagere end fremstillet i Figuren.

aabning (ydre); *R* Rum under Huden, som ialfald findes paa Chromsyre-Præparater, staar ikke i Forbindelse med Gællehulen. *Lh* Krop-hulen.

Fig. 42. En af Gællebuerne af en *Rana-esculenta*-Larve set fra Siden. Skitse. Sivoldene (*Sw*) er tegnede som solide, Gællebuskene kun i Omrids og kun den Række af dem, som er Beskueren nærmest. *Ra* den fri indre Rand af Pladen, som bærer Sivoldene.

### Tab. III.

Fig. 43—44. Gællekarrene hos en *Rana-esculenta*-Larve, sete fra oven, Fig. 43, og fra neden, Fig. 44. Gælleskelettets Grænser er antydede ved en Linje. Skematiseret. *4a*, *4v* fjerde Gællearterie og Gællevene. De andre Bogstaver som i Fig. 31 <sup>1)</sup>.

Fig. 45. Anden Gællearterie og Gællevene af en Larve af *Rana esculenta* i Metamorphosen. De Dele af Karrene, som efter Injectionen var fyldte med Masse, er her holdte i en mørk Tone. Smlgn. Teksten.

Fig. 46. Arteriebuerne fra højre Side af en ung *Rana esculenta*. *cu* Arteria cutanea. De øvrige Bogstaver som i Fig. 34. Pulmonalarteriens Svaghed i Forhold til Arteria cutanea er maaske (?) at tilskrive en Tilfældighed ved Injectionen.

Fig. 47. Arteriebuerne af en anden, videre udviklet, men i det ydre ganske lignende ung *Rana esculenta*. Man ser endnu den, her ved punkterede Linjer antydede, Lymfeskede paa det Sted, hvor Anastomosen mellem første og anden Arteriebue var tilstede.

Fig. 48. Si-Apparatets Hovedvener hos en *Rana-esculenta*-Larve, sete ovenfra. *sv*<sub>1</sub>, *sv*<sub>2</sub>, *sv*<sub>3</sub>, *sv*<sub>4</sub> Vener fra Si-Apparatet paa anden, tredje og fjerde Gællebue. *sv* Vene, som de — med Undtagelse af den højre *sv*<sub>4</sub> — i Forening danner og som munder i den venstre Ductus Cuvieri (*DC*); *vv* Vene fra Velum som forener sig med Si-Apparatets Vener. — Let skematiseret.

Fig. 49. Hjertet af *Coecilia annulata*. (Arteria cutanea er ved en Fejltagelse, som jeg for sent opdagede, udeladt).

Fig. 50. Aortarod, forreste Del af det sammensmæltede Parti af første og anden Arteriebue etc. af *Coecilia annulata*. Fra Carotis interna (eller fra første Arteriebue) udgaar nogle (ikke specielt betegnede) Grene, som ellers ikke findes hos Amphibierne.

### Tab. IV.

Fig. 51. Skema af en *Proteus*-Gælle, set lige forfra. Man ser Bladens skarpe Kant. Hovedvenen med dens Grene til den ene Række Blade er antydet.

<sup>1)</sup> *p* i Fig. 43 er bleven for stærk.

Fig. 52. Gællekar af et hypotetisk Mellemstadium mellem Salamandra-Larven og Siren. Smlgn. Teksten.

Fig. 53. A. Skema af en Ceratodus-Gælle. *k* brusket Gællebue, *bl* Gællebladene paa den ene Side af Gællen, *gr* »gill-rakers«, *d* en Linje som antyder Gællelaagets Rand. Den takkede Linje antyder Gællens Tilhæftning til Gællehulens Væg. — B. Hypotetisk Mellemstadium mellem A og C, Skema af Salamandra-Larvens Gælle (*kp* Gælleplade).

Fig. 54. A. Skema af Karrene i en Ceratodus- eller Polyp-terus-Gælle. *a* Gællearterie, *v* Gællevenens Hovedstamme, *v'* Vene som samler Blodet fra Gællens øverste Parti. — B. Karrene i den første Gælle hos Salamandra-Larven. — C. Karrene i den anden Gælle af samme. Betegnelserne som i Fig. 31.

### **T h e s e s.**

---

1. Indenfor Reptiliernes Classe danner Pterodactylerne en til Fuglene analog, Ornithoskeliderne en til samme Afdeling affin Gruppe.

2. Lithodes maa fra et phylogenetisk Standpunkt betragtes som en modificeret Eupagurus.

3. Crustaceernes Mandibel-Corpus svarer til det inderste Led paa de andre Lemmer. En Sammenligning mellem Dele af Corpus mandibulæ og Lacinierne (Fligene, Malæ) paa de andre Mundlemmer er fra et morphologisk Standpunkt fuldkommen forfejlet.

4. Musculaturen i Vertebraternes Hjærte slutter sig i histiologisk Henseende nøje til Karrenes Musculatur: Hjærtet viser sig ogsaa i histiologisk Henseende kun som særegent udviklet Afsnit af Karsystemet.

5. Brasiliens Campos existerede sandsynligvis allerede i den postpliocene Periode og kan ikke antages at være frembragte ved Menneskets Indflydelse.

---

### **Rettelse.**

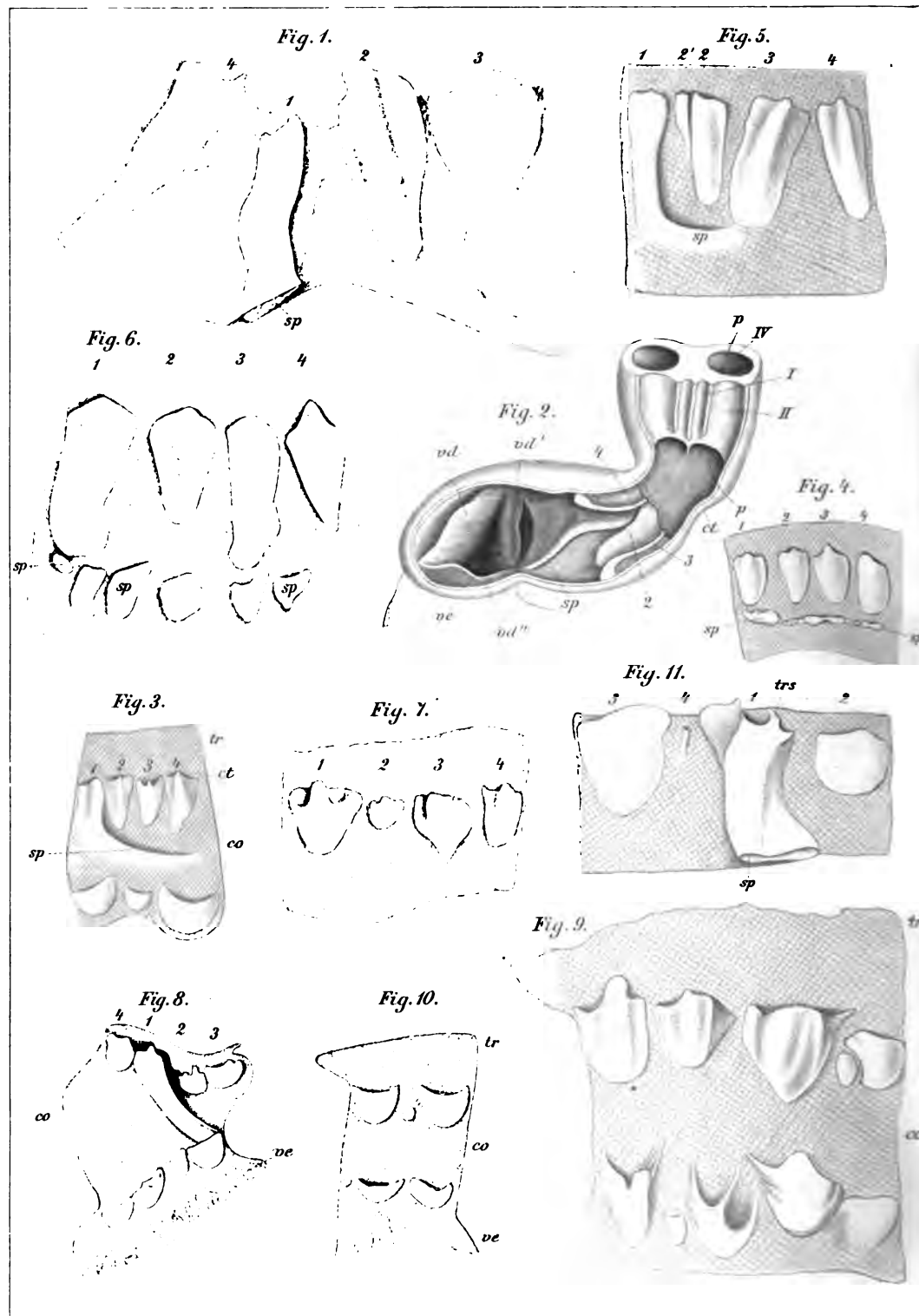
---

Pag. 30, Lin. 3: diesen, læs seines.

---

---





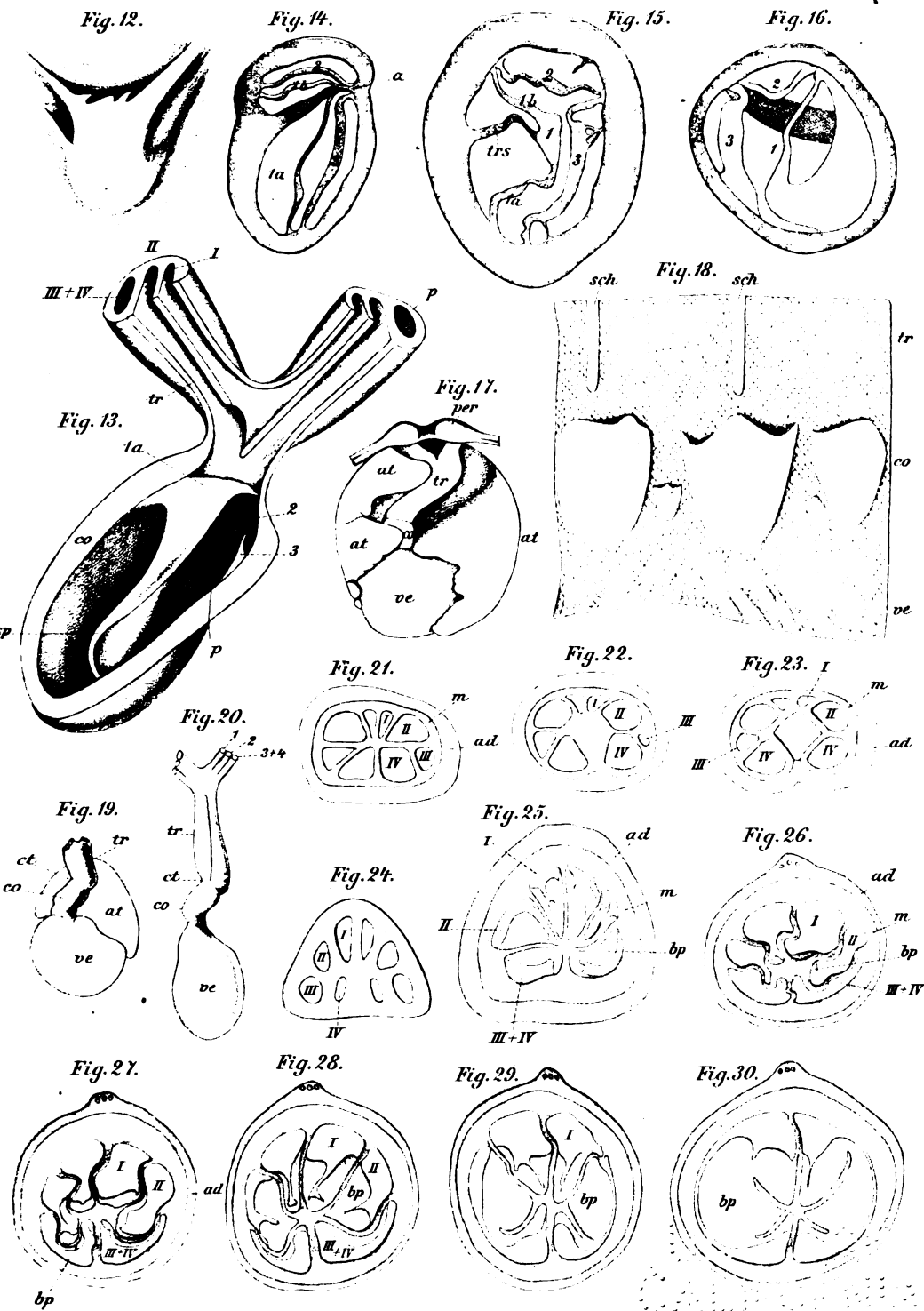






Fig. 12.



Fig. 14.

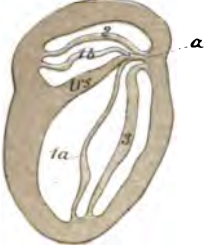


Fig. 15.

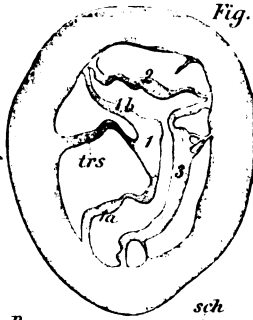
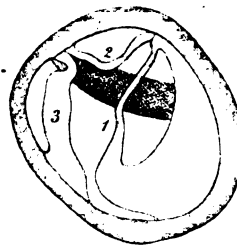


Fig. 16.



sch Fig. 18. sch

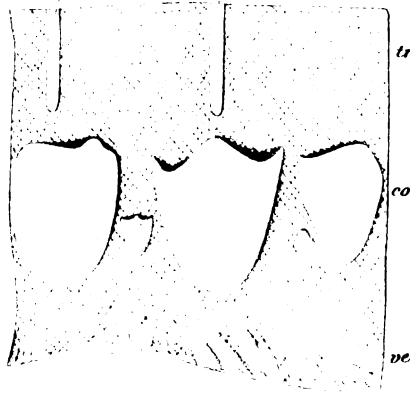


Fig. 13.

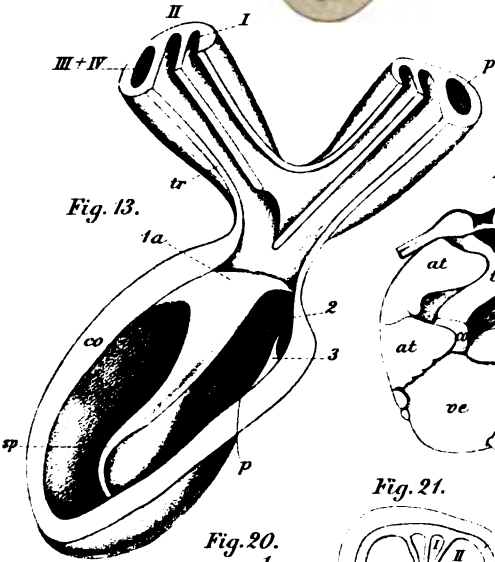


Fig. 17.

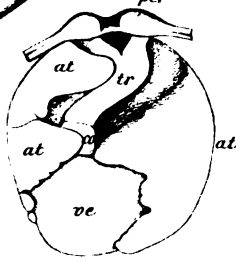


Fig. 21.

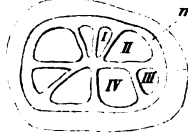


Fig. 22.

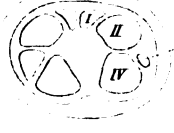


Fig. 23.

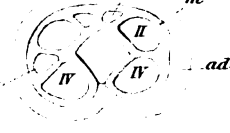


Fig. 19.

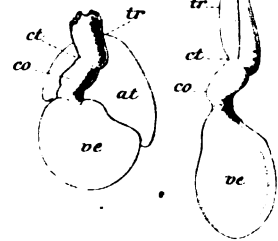


Fig. 20.



Fig. 25.

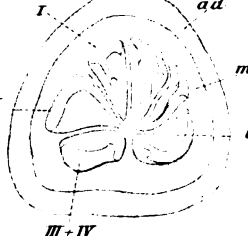


Fig. 24.

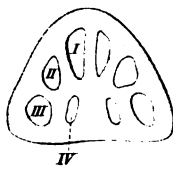


Fig. 26.

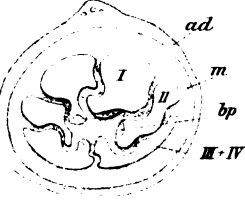


Fig. 27.

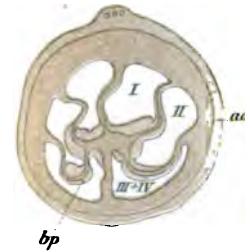


Fig. 28.



Fig. 29.

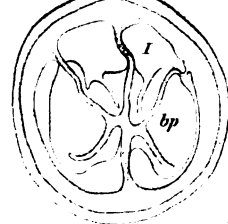
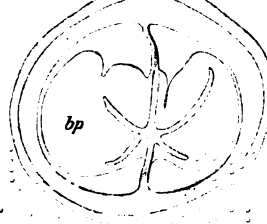


Fig. 30.



UNIVERSITY OF  
CALIFORNIA

LIBRARY



Fig. 34.

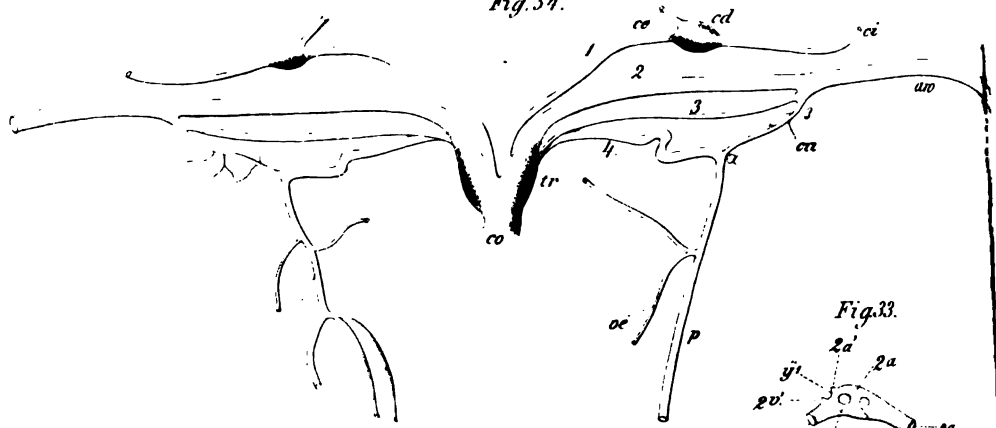


Fig. 33.

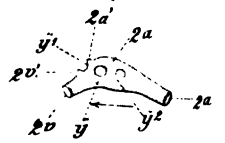


Fig. 31.

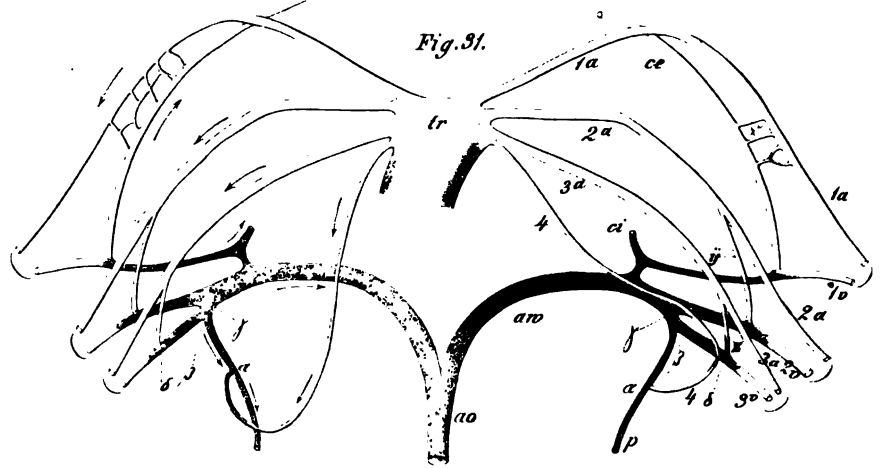


Fig. 32.

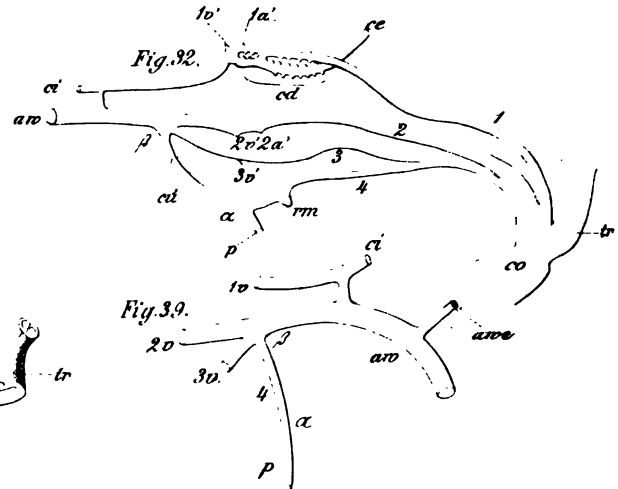


Fig. 38.

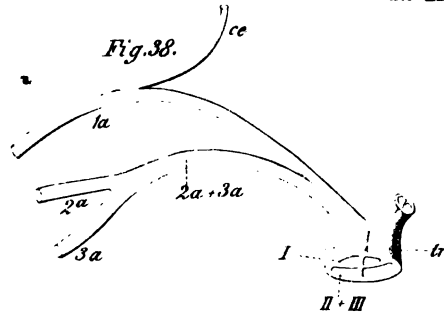
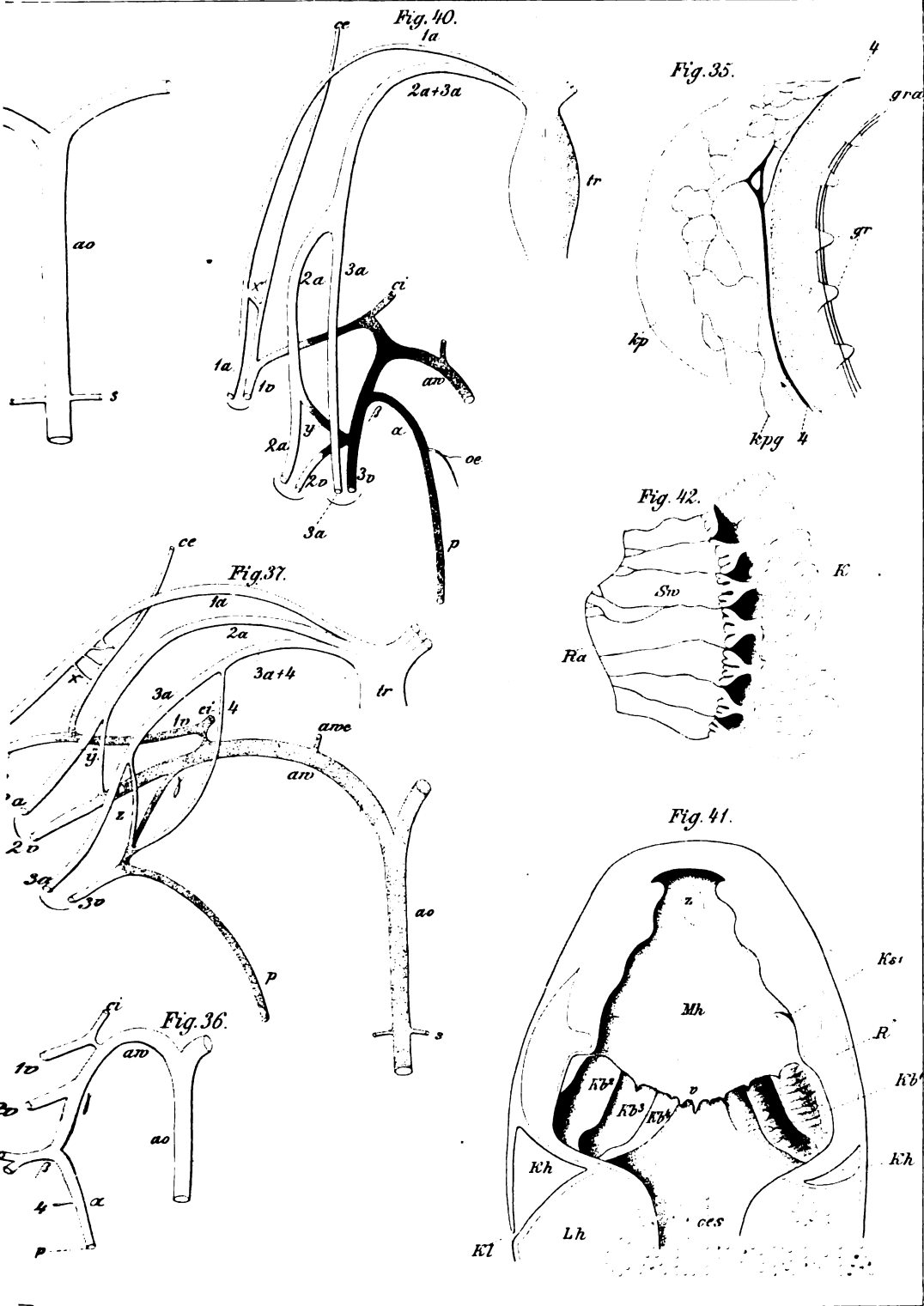


Fig. 39.





### **Rettelse.**

---

Pag. 30, Lin. 3: diesel, læs seines.

---

7744





### **Rettelse.**

---

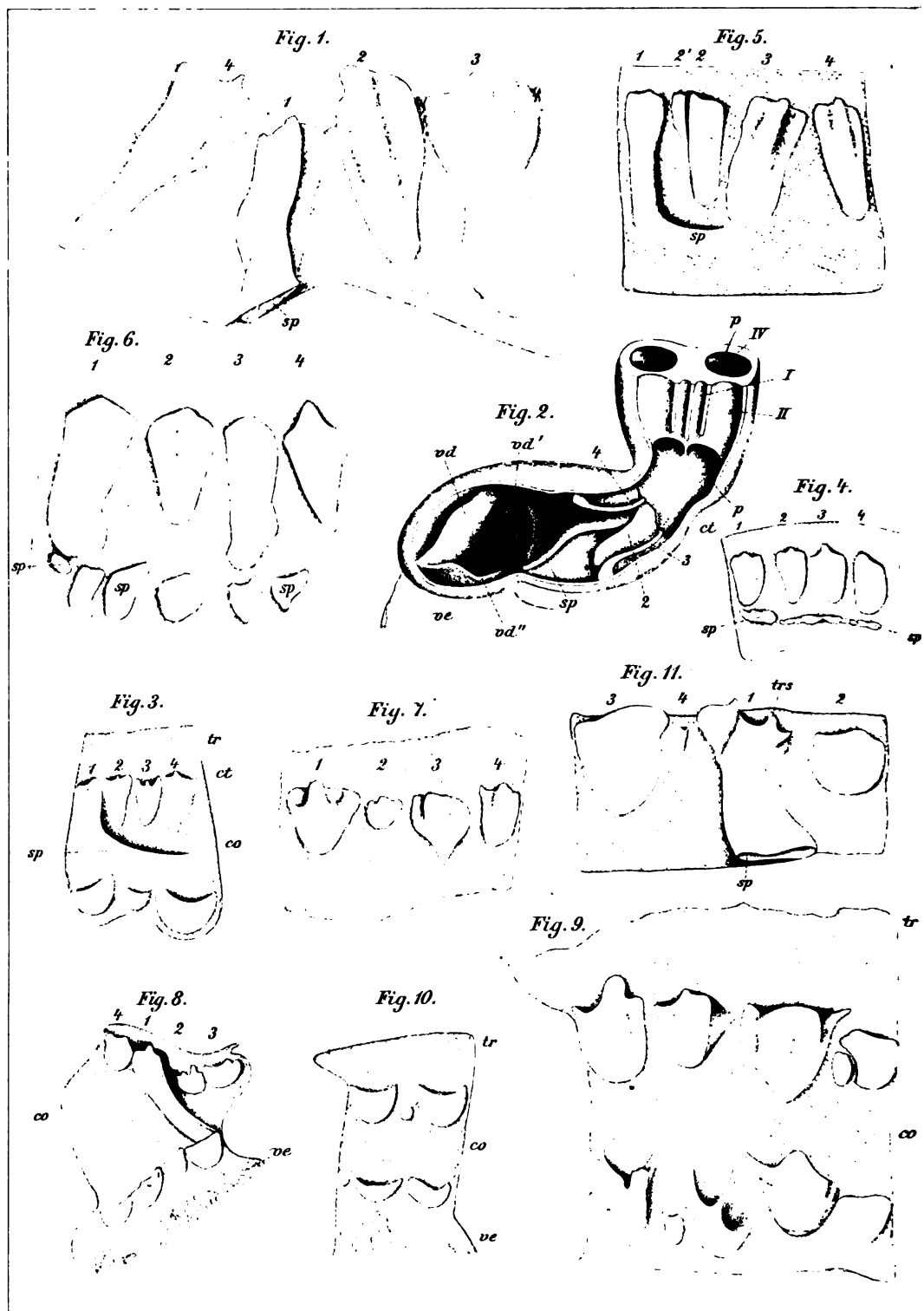
Pag. 30, Lin. 3: dieses, læs seines.

---

---

7744







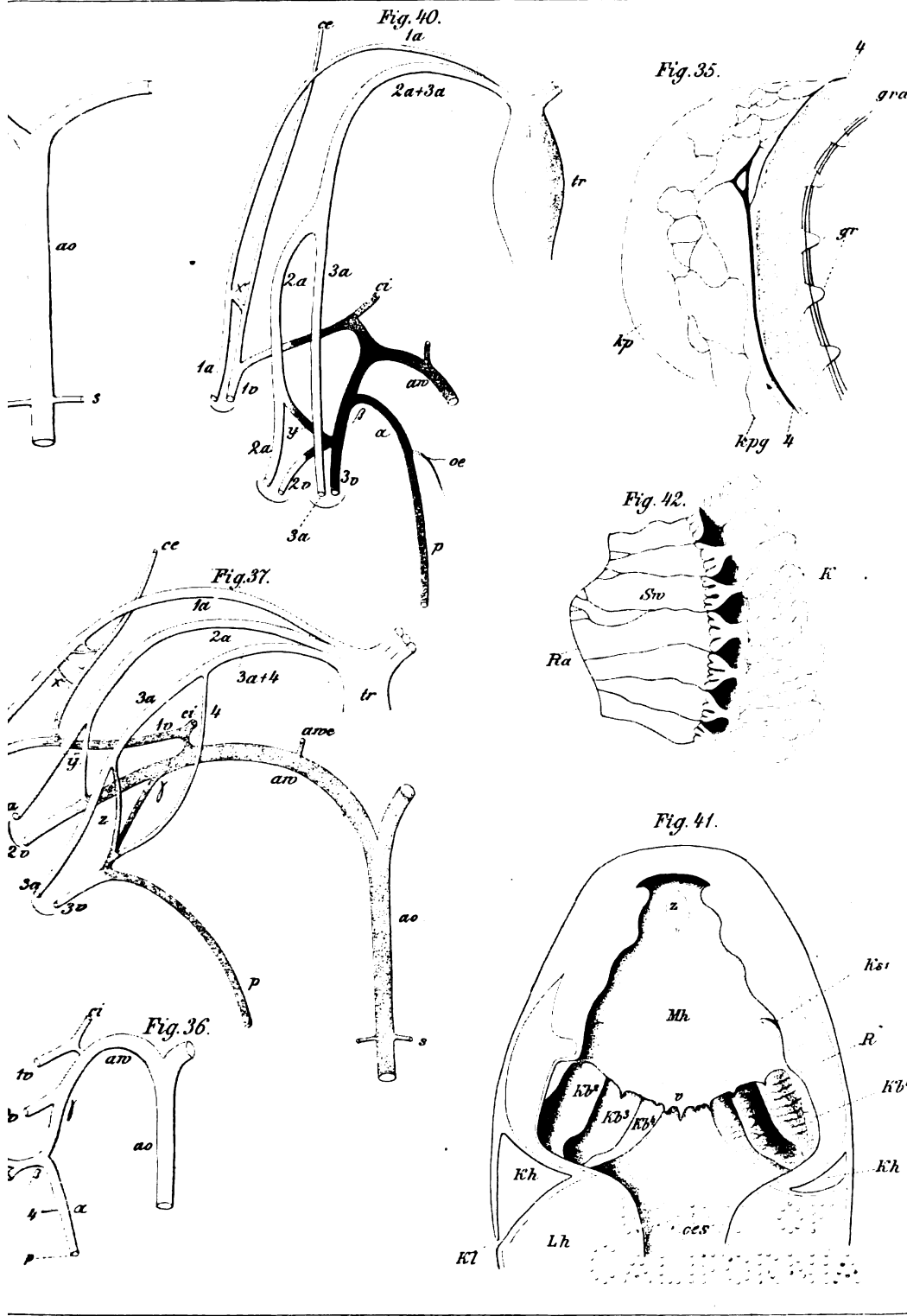
76 VIBU  
CONSOLIDADO

PLIAJ

. 5.  
acc.

te  
1877



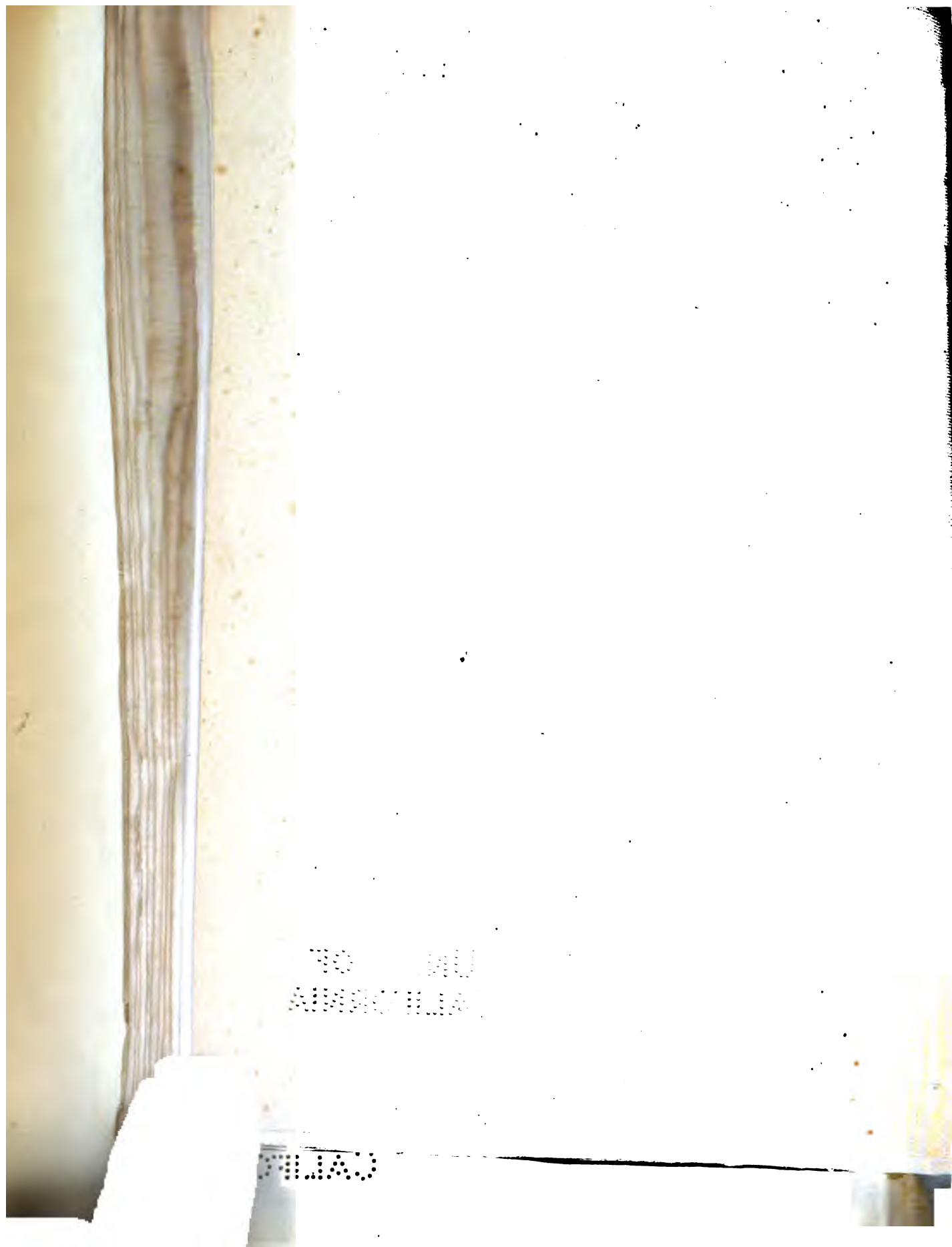




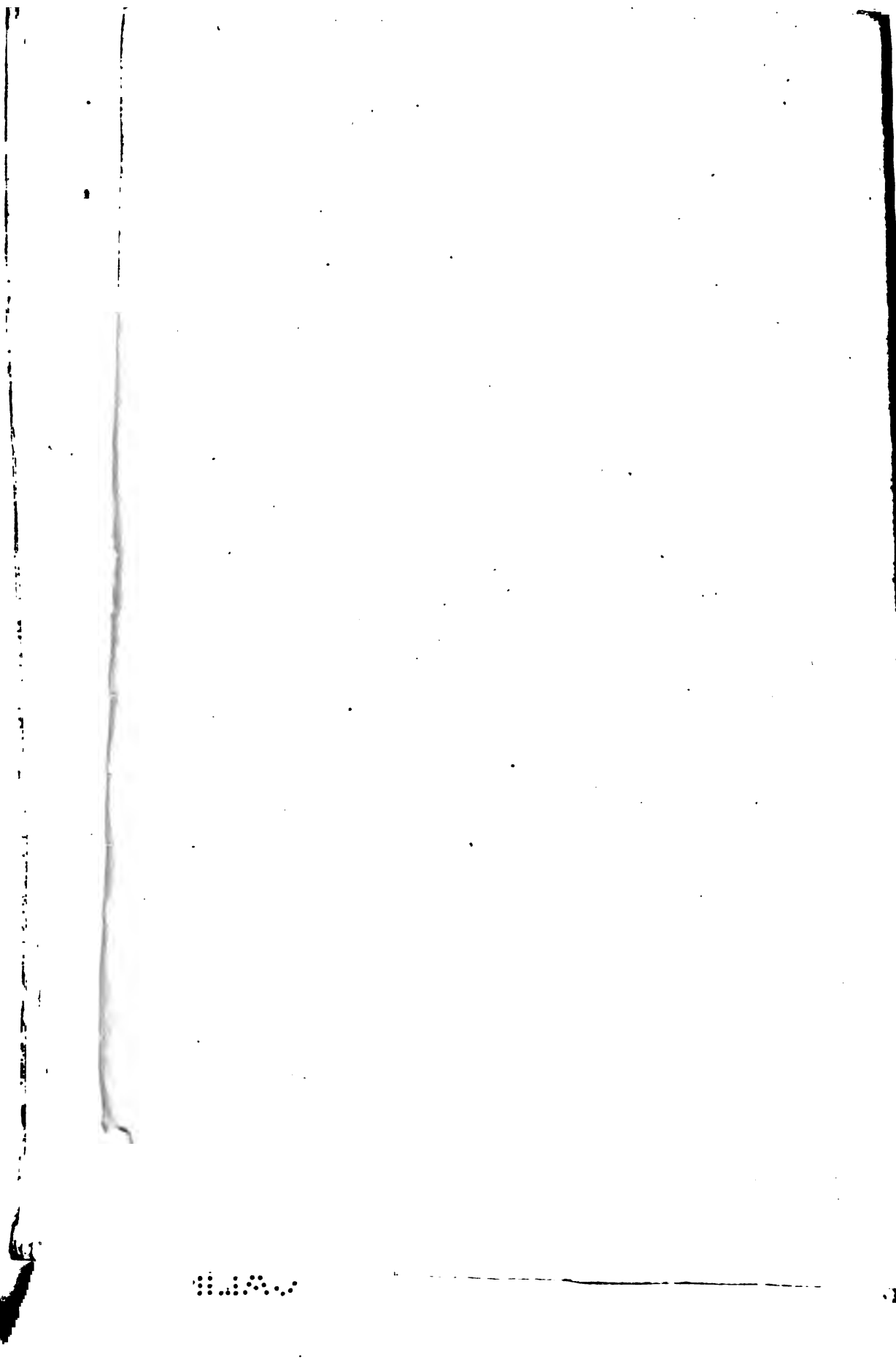
TO WHOM  
ADDRESS

READ







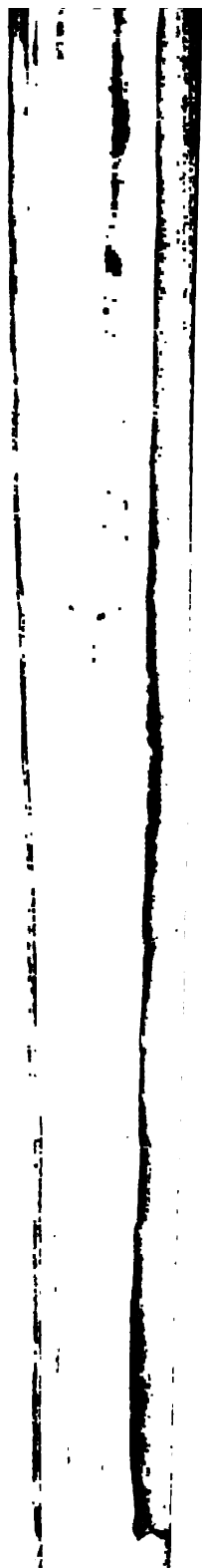


8,537

Geos, Argeologie, Amphibia

1882

4:



# Beiträge zur Angiologie der Amphibien.

Von

**Dr. J. E. V. Boas,**  
in Kopenhagen.

Mit Tafel VI—VIII.

## 1. Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Carotidendrüse der Amphibien.

Bei vielen Amphibien findet sich jederseits an der Stelle, wo der Carotis-Stamm die Carotis externa abgibt, um sich als Carotis interna weiter fortzusetzen, eine kleine Anschwellung, die man als Carotidendrüse bezeichnet hat.

Diese »merkwürdige Einrichtung«, wie ein älterer Verfasser sie nennt, hat vielfach die Aufmerksamkeit auf sich gezogen, ist aber nur wenig eingehend studirt worden. Der Erste, welcher sie, meines Wissens, bemerkt hat, ist SWAMMERDAM (Biblia Naturae, Tome II, pag. 832, Tab. XLIX Fig. 3). Er notirt das Vorkommen sogar zweier Anschwellungen jederseits an den Carotiden des Frosches, von welchen die erste unsere Carotidendrüse ist, die zweite aber gar nicht existirt.

Eine einigermaßen gründliche Untersuchung unseres Gebildes treffen wir erst bei HUSCHKE<sup>1</sup>. Nach ihm spaltet die Carotis des Frosches sich in ein Kapillarnetz, aus welchem einerseits die Carotis externa, andererseits die Carotis interna entsteht. Er erklärt, das Organ bestehe aus den »zusammengedrängten Kiemen-Venen- und Arterienästchen des ersten Kiemenbogens der Froschlarve«.

<sup>1</sup> Üb. die Carotidendrüse einiger Amphibien. TREVIRANUS' Zeitschrift f. Physiologie IV, 1831.



Was die physiologische Bedeutung anlangt, stellt HUSCHKE verschiedene Hypothesen auf; er meint, man könne an einen »indirekten Athemprocess« denken, wodurch Kohlenstoff und Wasser ausgeschieden werde; oder das »Haargefäßnetz könnte den Blutstrom verlangsamten und den Pulsschlag mindern oder aufheben, was allerdings auch zu den Ansprüchen des zarten Hirnmarkes paßt«; oder das Organ hätte alle beide Verrichtungen. Er führt den Namen Carotidendrüse ein, »da wir dergleichen Verwickelungen eines doppelten Blutsystems Drüsen nennen«. Außer bei Anuren hat HUSCHKE auch das Organ bei Urodelen (Triton) gefunden.

Im vierten Bande der BURDACH'schen Physiologie (1832), p. 164, bemerkt JOH. MÜLLER, nachdem er die Beobachtungen HUSCHKE's referirt hat, dass (beim Frosch) »die Hühlung der Carotis sich im Innern des Knötchens durch ein schwammiges Gewebe, welches die Wände der Drüse bilde, fortsetzt, wie man unter dem Mikroskop bei Zerlegung der Drüse sehr wohl sehen kann, obgleich die Oberfläche der Drüse in fein injicirtem Zustande auch das von HUSCHKE beschriebene Anheften<sup>1</sup> zeigt«.

HYRTL<sup>2</sup> sieht in der Carotidendrüse ein accessorisches Herz und meint, an derselben »selbstthätige Zusammenziehungen« gesehen zu haben, spricht sich jedoch über diesen Punkt etwas unsicher aus.

In seinen ausgezeichneten »Beiträgen z. vergl. Anat. u. Phys. d. Gefäßsystemes«<sup>3</sup> hat BRÜCKE (pag. 356) eine detaillirtere Beschreibung der Carotidendrüse des Frosches gegeben, worauf wir später zurückkommen werden.

In LEYDIG's Untersuchungen über Fische und Reptilien (1853) finden sich auch einige Bemerkungen über die Carotidendrüse, die jedoch nur wenig Neues enthalten. Er untersuchte das Organ beim Frosch, ferner bei Cystignathus und Salamandra. An den Muskelzellen desselben meint er »eine Spur von Querstreifung« bemerkt zu haben, fügt aber weiter unten hinzu, dass dieselben »dem allgemeinen Charakter nach glatte Faserzellen« sind. Nach LEYDIG pulsirt die Carotidendrüse nicht.

Bei RUSCONI, Histoire naturelle etc. de la Salamandre terrestre, 1854, steht pag. 73 eine ganz beiläufige Bemerkung über die Entwicklung der Carotidendrüse von Salamandra: »... pendant

<sup>1</sup> Ohne Zweifel ein Druckfehler für »Ansehen«.

<sup>2</sup> Beobachtungen aus dem Gebiete der vergl. Gefäßlehre III. Medicin. Jahrbücher d. Österr. Staates 24., 1838.

<sup>3</sup> Wiener Denkschr. Math.-naturw. Klasse. 3. Band, 1852.

que l'artère du premier arc s'accourcit, les rameaux anastomotiques (zwischen Kiemenarterie und Carotis externa) se rapprochent successivement et finissent par former un renflement, une sorte de bulbe . . . . .«

Aus der obigen Übersicht — worin ich mit Übergehen bloßer Referate etc. hoffentlich die wichtigeren Angaben über die Carotidendrüse zusammengestellt habe — geht hervor, dass über die Entwicklung unserer »Drüse« zwei verschiedene Ansichten ausgesprochen sind. HUSCHKE meinte bei *Rana* gesehen zu haben, dass dieselbe sich aus der ersten Kieme der Larve herausbildete; RUSCONI erklärte für *Salamandra*, dass sie aus den Anastomosen zwischen der ersten Kiemenarterie und der Carotis externa entstand. Bei einer kritischen Betrachtung dieser zwei Angaben muss man zugeben, dass sie alle beide eigentlich gleich unwahrscheinlich sind; was die HUSCHKE'sche betrifft, muss erinnert werden, dass die innere Kieme der Froschlارve der Urodelenkieme gar nicht entspricht<sup>1</sup>, dass die Urodelen überhaupt nichts der inneren Kieme der Anuren Entsprechendes besitzen; es müsste demnach, wenn H. Recht hätte, die Carotidendrüse der Urodelen jedenfalls aus ganz anderen Elementen als die der Anuren entstehen, das heißt ein der Carotidendrüse dieser nicht homologes Organ sein, was bei der Übereinstimmung der Lage und des Baues als äußerst unwahrscheinlich betrachtet werden muss. — Eine ganz ähnliche Betrachtung kann für die RUSCONI'sche Angabe in Geltung gebracht werden, wozu noch kommt, dass es ganz unbegreiflich erscheint, wie ein so complicirtes Gebilde wie die Carotidendrüse durch eine Vereinigung der Anastomosen, die bekanntlich nur in geringer Anzahl vorhanden sind, entstehen könnte. Meine Untersuchung, welche sich vorzugsweise mit *Salamandra* beschäftigte, hat denn auch ganz Anderes ergeben, was ich mir im Folgenden mitzuteilen erlaube.

---

Bei der Salamander-Larve (vgl. Tab. XXV Fig. 31 meiner Abhandlung über Conus etc. der Amphibien) theilt sich die erste Kiemenvene in eine Carotis interna und eine Carotis externa, welche letztere dem ersten Kiemenbogen entlang zurückläuft um sich unten mit der ersten Kiemenarterie zu kreuzen. Eine ziemliche Strecke

<sup>1</sup> Vgl. meine Abhandlung fib. Conus art. und Arterienbogen d. Amphibien. Dieses Jahrb. 7. Bd. pag. 541.

weit liegen die erste Kiemenarterie und die C. externa einander parallel; hier sind sie durch mehrere Anastomosen verbunden.

Die Metamorphose tritt ein, eine oder ein paar Anastomosen erweitern sich, die anderen verschwinden, obliteriren. Noch ist keine Spur einer Carotidendrüse vorhanden. Dann aber fangen die Wände der neben einander liegenden Gefäße — der früheren Kiemenarterie und der Carotis externa — an zu wuchern, es bilden sich Aussackungen von den Gefäß-Lumina in die verdickten Gefäßwände hinein, die Aussackungen des einen Gefäßes verbinden sich theils mit einander theils mit denen des anderen Gefäßes, und eine zwar relativ einfache Carotidendrüse ist gebildet. Durch weitere Aussackungen etc. wird dann allmählich die Komplikation derselben größer und zuletzt haben wir vor uns ein spongiöses Gebilde, in welches der Carotis-Stamm eintritt, während die Carotis externa einerseits, die Carotis interna andererseits aus derselben austritt (vgl. Tab. XXV Fig. 34 meiner citirten Abhandlung).

Die Bildung der Carotidendrüse findet in der Periode statt, wenn die jungen Salamander fast ganz den Habitus des erwachsenen angenommen haben und die Kiemen gänzlich verschwunden oder auf ganz rudimentäre Stummel reducirt sind. Einmal begonnen geht die Entwicklung unseres Gebildes sehr rasch vor sich, so dass junge Salamander, welche äußerlich einander fast ganz ähnlich sind, recht verschiedene Entwicklungsstufen der Drüse aufweisen können.

Die jüngste Entwicklungsstufe der Carotidendrüse, die ich gesehen habe, zeigt das Präparat, das der Figur 32 meiner Abhandlung über Conus und Arterienbogen der Amphibien zu Grunde liegt. Das Präparat besteht aus den in toto herauspräparirten Arterienbogen eines jungen Salamanders mit ganz rudimentären Kiemenstummeln, und wurde vorher mit Berlinerblau injicirt<sup>1</sup>. Man sieht — vgl. die

<sup>1</sup> Bei meinen Untersuchungen über das Gefäßsystem von Salamander- und Froscharven habe ich mich eines sehr primitiven aber recht zweckmäßigen Apparates bedient, da gewöhnliche Spritzen zu grob für diese kleinen Thiere erscheinen. Ein Glasröhrchen, das am einen Ende in eine äußerst feine Spitze ausgezogen war, wurde mit einer Lösung des löslichen Berlinerblaus gefüllt; da die Injektion natürlich unter Wasser ausgeführt werden muss, ist es dann noch nothwendig in die feine Spitze ein bischen Wasser einzusaugen, da das Wasser, worin das Objekt liegt, sonst durch das Berlinerblau getrübt wird, indem immer eine kleine Quantität aus dem Glasröhrchen ausfließt, bevor die Spitze eingeführt werden kann. Das nicht zugespitzte Ende wurde mit einem kurzen Gummischlauche, dieser wieder mit einem kleinen Gummiballon, welcher im Handel leicht zu haben ist, verbunden. Die feine Spitze wurde dann mit

citirte Figur, worin ich auch ganz roh die Carotidendrüse angedeutet habe — die erste Kiemenarterie und die Carotis externa neben einander liegen und sich kreuzen, ganz ähnlich wie bei der Larve; zwei der Anastomosen haben sich jedoch stark erweitert, während die anderen weggefallen sind. Außerdem findet man aber eine ganze Menge von Ausbuchtungen, die von denjenigen Partien der zwei Gefäße, die neben einander liegen, abgehen, namentlich, aber nicht ausschließlich, von den einander zugekehrten Seiten derselben.

An einem ähnlichen Präparat eines anderen jungen Salamanders — welcher auch die letzte Spur der Kiemenstummeln verloren hat — ist die Carotidendrüse etwas weiter entwickelt. Man sieht noch recht deutlich die zwei Gefäße neben einander liegen; eine große Menge von Ausbuchtungen, die zum Theil blind endigen, zum Theil unter einander vielfach anastomosiren, geht von denselben aus und geht unter sich enge Verbindungen ein. Die ursprünglichen, das heißt die schon bei der Larve vorhandenen Anastomosen sind im Gewirr der unter einander anastomosirenden Ausbuchtungen nicht mehr erkennbar: es ist also jetzt eine Carotidendrüse vorhanden, die sich von derjenigen des Erwachsenen wesentlich nur dadurch unterscheidet, dass sie länglicher, schwächer ist. — Ähnlich verhält sich ein anderer noch mit rudimentären Kiemenstummeln ausgestatteter junger Salamander.

Eine besonders schöne und instructive Anschauung des so eben geschilderten Processes geben Schnittserien von injicirten Carotidendrüsen junger Salamander. An solchen — die Salamandern mit ganz kurzen Kiemenstummeln entnommen sind — sieht man am Herzende der Drüse die zwei Gefäße (die Carotis externa und den ersten Arterienbogen) dicht an einander gelagert, jedoch deutlich von einander unterscheidbar; von den Gefäßlumina gehen (vgl. Fig. 6) Ausstülpungen aus, die sich theilweise mit einander verbinden, um Anastomosen zwischen den zwei Gefäßen herzustellen. An Schnitten durch die Mitte der Drüse unterscheidet man schon nicht mehr die

---

der einen Hand in den Ventrikel des Objectes eingestochen, während ich mit der anderen auf die Gummikugel einen leisen Druck ausübte. Nach vollendeter Injektion wurde das Thier in MÜLLER'sche Flüssigkeit geworfen, wodurch das Berlinerblau schnell gerinnt, später eventuell in schwachem Spiritus aufgehoben. Es gelingen natürlich nicht alle Injektionen in dieser Weise, ich habe aber dennoch sehr viele schöne bekommen. — Eine ähnliche Methode ist übrigens schon früher im Heidelberger anatomischen Institute von Dr. PALMÉN in Anwendung gebracht worden.

zwei Gefäße, auch sind ihre ursprünglichen Lumina kaum mehr besonders unter den ziemlich zahlreichen anastomosirenden Ausstülpungen erkennbar (Fig. 7). Am äußeren Ende der Drüse werden die Ausstülpungen wieder spärlicher, wir finden einen einzigen mit wenigen Ausbuchtungen versehenen Hohlraum; endlich verschwinden auch jene und wir sind an der Grenze zwischen Carotidendrüse und Carotis interna angelangt.

Die Carotidendrüse des erwachsenen Salamanders weicht von der soeben geschilderten nicht bedeutend ab. Die Carotis externa und der erste Arterienbogen sind, so weit sie ins Bereich der Drüse fallen, noch inniger als vorher mit einander verbunden und mit der zunehmenden Größe der Drüse haben sich auch die Ausstülpungen, welche dieselbe wie ein Netz durchsetzen, beträchtlich vermehrt. Wenn wir eine Querschnittserie eines erwachsenen Salamanders durchmustern, finden wir in der Mitte derselben ein schwammiges, reich durchlöchertes Gewebe. Nach dem Herzende der Drüse zu wird das Gewebe großmaschiger, ein einzelner Kanal (*1a* in Fig. 1) zeichnet sich durch seine Größe besonders aus. Nach und nach verschmelzen die übrigen Kanälchen mit einander (Fig. 2—5) und wir bekommen zwei neben einander liegende Kanäle, *1a* und *ce*, von welchen letzterer Anfangs einen halbmondförmigen Durchschnitt besitzt, welcher sich nach und nach in einen kreisrunden verwandelt; endlich trennen sich die zwei Kanäle und setzen sich in die Carotis externa (*ce*) und den ersten Arterienbogen (*1a*) fort<sup>1</sup>. — Am anderen Ende der Carotidendrüse sammeln sich die Kanälchen zu einem einzigen Gefäß, der Carotis interna.

Histiologisch ist der Bau der Carotidendrüse derselbe wie der übrigen Arterienwände; quergestreifte Muskelzellen sind entschieden nicht vorhanden; die Wand scheint hauptsächlich aus glatten Muskelzellen zu bestehen.

Was die Verbreitung unseres Gebildes innerhalb der Amphibien betrifft — bei den übrigen Vertebraten ist bekanntlich nichts Entsprechendes getroffen — so wird dasselbe außer bei Salamandra und bei Triton sich vermuthlich allgemein bei den Salamandriden (Caducibranchiaten) finden. Bei den Perennibranchiaten (Proteus, Menobranchus, Siren) fehlt es immer, eben so wie bei den

<sup>1</sup> Richtiger (nach der Stromrichtung): der eine setzt sich in die Carotis externa fort, der andere ist eine Fortsetzung des ersten Arterienbogens.

Larven der Salamandriden. Es fehlt ferner bei *Menopoma*. Dagegen ist es bei *Amphiuma* vorhanden. Es findet sich dann auch bei den erwachsenen Anuren (*Rana*, *Bufo*), während es den *Coecilien* abgeht.

Über den Bau der Carotidendrüse von *Amphiuma* kann ich Folgendes mittheilen. Dieselbe ist weit einfacher als bei *Salamandra*, obgleich das untersuchte Exemplar von bedeutender Größe war. Eine Reihe von Querschnitten (vgl. Fig. 11), welche durch die Carotidendrüse gelegt wurden, zeigte, dass selbst in der Mitte des Organs nur ziemlich spärliche Kanälchen sich finden. Die Drüse ist dann auch im Verhältnis zu ihrer Dicke etwas länger als beim erwachsenen Salamander. In beiden Hinsichten verhält die Carotidendrüse von *Amphiuma* sich derjenigen des ganz jungen Salamanders im Übergangsstadium ähnlich (man vergleiche den folgenden Abschnitt »Über Conus etc. der *Derotremen*«). Ich will nicht unerwähnt lassen, dass die Reihe der Schnitte der untersuchten Drüse (ich konnte zufällig nur die der einen Seite untersuchen) ergab, dass die Kanälchen nach dem Herzende zu alle mit einander verschmolzen, und erst das so entstandene einfache Gefäß spaltete sich in die Carotis externa und den ersten Arterienbogen, während ich bei *Salamandra* (auch bei *Rana*) immer fand, dass die Kanälchen sich nach und nach zu den genannten zwei Gefäßen vereinigten. Ohne Zweifel ist der Befund ein rein individueller.

Bei den Anuren (*Rana esculenta* und *platyrhina*, *Bufo cinereus*) ist die Carotidendrüse nur wenig von derjenigen des Salamanders abweichend. Es kann bemerkt werden, dass die Höhlung des ersten Arterienbogens (des Carotis-Stammes) wenigstens bei *Rana* weiter in die Drüse hinein verfolgbar ist<sup>1</sup>, wenn gleich mit den kleineren Kanälen derselben vielfach verbunden; doch verliert sie sich immer gegen das äußere Ende der Drüse, setzt sich nicht direkt in die Carotis interna fort. — Bei einem großen *Bufo* fand ich, dass ein kleiner Knorpelknoten in der Drüse eingebettet lag

<sup>1</sup> Schon JOH. MÜLLER hat dieses bemerkt (vgl. oben). — Auch BRÜCKE erwähnt das Verhältnis in seiner Beschreibung der Carotidendrüse des Frosches (l. c.). Seinen Angaben kann ich im Ganzen beistimmen; nur ist es nicht vollkommen zutreffend, wenn er (pag. 356) von der Carotis externa (»Zungenschlagader«) angiebt, dass dieselbe sich aus zwei Hauptgängen, einem oberen und einem unteren, entwickelt, »so dass sie mit diesem gabeligen Ursprunge auf dem Halse der Carotidendrüse reitet«; vielmehr ist der Ursprung derselben ganz wie beim Salamander, das heißt, sie entsteht aus mehreren Kanälchen, welche den Anfangstheil des Carotis-Stammes rings umgeben.

(Fig. 12). Bei *Rana* habe ich nie etwas Ähnliches gefunden; die Entscheidung der Frage, ob sein Auftreten bei *Bufo* konstant ist oder nicht, muss ich Anderen überlassen. — Die Entwicklung der Carotidendrüse der Anuren habe ich nicht im Detail verfolgt; so viel kann ich aber sagen, dass dieselbe dicht an der Stelle, wo die Carotis externa der Larve mit der ersten Kiemenarterie derselben verschmilzt, in ähnlicher Weise wie beim Salamander entsteht, und dass sie absolut nichts mit dem Kiemengefäßnetz zu thun hat.

Von den verschiedenen über die Funktion der Carotidendrüsen ausgesprochenen Ansichten scheint mir die HYRTL'sche am meisten und für sich unbedingt am meisten für sich zu haben. HYRTL (l. c.) sieht in unserem Gebilde ein accessorisches Herz, dazu bestimmt, in die Carotis externa Blut einzutreiben; und es muss zugegeben werden, dass die Carotis externa in einer solchen Weise vom Carotis-Stamm abgeht, dass es kaum zu verstehen ist, wie eine bedeutendere Quantität von Blut in dieselbe eindringen könnte, wenn eine besondere Einrichtung für das Einpressen des Blutes nicht vorhanden wäre. Andererseits kann ich aber aus eigener Untersuchung weder HYRTL's Angabe, dass das Gebilde selbständig pulsire, noch LEYDIG's (l. c.) dass seine muskulösen Elemente eine Spur von Querstreifung darbieten, bestätigen. Aber auch ohne dem scheint es mir höchst wahrscheinlich, dass es eine ähnliche Rolle, wie die ihm von HYRTL zugedachte, spielt.

Es ist nämlich klar, dass ein spongiöses Gebilde wie die Carotidendrüse jedes Mal, wenn der Pulsschlag das Blut in die Arterienbogen eintreibt, stark mit Blut angefüllt und entsprechend ausgedehnt werden wird. Nach der Ausdehnung wird eine Zusammenziehung ihrer Wände, deren Bau nicht von der übrigen Carotis-Wand abweichend erscheint, folgen. Der Effekt dieser Zusammenziehung wird natürlich derart sein, dass das Blut nach den verschiedenen Ausgängen der Carotidendrüse hinausstrebt. In den Carotis-Stamm kann es jedoch nicht hineinkommen, weil es einem gewaltigen Gegenstand vom hier befindlichen Blute begegnet; dagegen stehen ihm die Öffnungen sowohl in die Carotis interna als in die Carotis externa offen. Hiermit scheint mir eine natürliche, den Beobachtungen entsprechende Erklärung der Funktion unserer »Drüse« gegeben. Ihre Existenz ist durch die eigenartige Ursprungsweise der Carotis externa bedingt, die ihrerseits wieder von den Gefäßverhältnissen der Larve

bedingt wird. Bei denjenigen Formen (*Coecilia*), bei denen die Ursprungsweise der *Carotis externa* geändert wird<sup>1</sup> (vgl. Fig. 50 meiner Abhandl. über Conus und Arterienbogen der Amphibien), ist die Carotidendrüse werthlos und fehlt.

## 2. Über Conus und Arterienbogen der *Derotremen*.

Eine empfindliche Lücke wurde in meiner in diesem Jahrbuch erschienenen Abhandlung über Conus und Arterienbogen der Amphibien dadurch verursacht, dass ich weder *Menopoma* noch *Amphiuma* zu untersuchen im Stande war. Während eines kurzen Aufenthaltes in Stockholm im Sommer 1880, bei Gelegenheit der skandinavischen Naturforscher-Versammlung, hatte ich aber das Vergnügen mit dem Professor G. RETZIUS zusammenzutreffen, welcher mir in lebenswürdigster Weise ein großes Exemplar von *Amphiuma*, ein Exemplar von *Menopoma*, so wie das Herz eines zweiten *Menopoma* für meine Untersuchungen überließ. Die Exemplare hatten schon als Objekte für RETZIUS' Untersuchungen über das innere Ohr gedient, hierdurch jedoch nicht so sehr gelitten, dass es mir nicht möglich gewesen wäre, nicht nur den Conus sondern auch die Arterienbogen an denselben zu untersuchen. Durch das Wohlwollen des Herrn Professor REINHARDT hierselbst bekam ich ferner Gelegenheit ein zweites, und zwar vollständiges, Exemplar von *Menopoma* für meine Zwecke zu untersuchen. Den beiden Herren spreche ich hiermit öffentlich einen aufrichtigen Dank aus.

### A. Conus und Truncus.

Der Conus von *Menopoma* ist wie gewöhnlich spiralig, der Truncus arteriosus ist ungefähr eben so breit wie lang, links ausgebuchtet. In der hinteren Klappenreihe finden sich bei einem Exemplar sechs Klappen, von welchen jedoch zwei sehr klein sind; bei einem anderen Exemplar waren nur vier Klappen vorhanden. Bei letzterem Exemplar fanden sich in der vorderen Reihe vier Klappen von ungefähr derselben Größe; beim anderen ebenfalls vier, von welchen zwei die gewöhnliche oder längliche Form besaßen, die dritte beinahe rudimentär, die vierte dagegen sehr breit war; es war ferner an der-

<sup>1</sup> Denkt man sich das Herz eines Salamanders nach hinten gezogen, während die Ursprungsstelle der *Carotis externa* am Platz bleibe, würde der spitze Winkel, den dieselbe mit dem Carotis-Stamm bildet, sich allmählich in einen stumpfen umändern. Bei *Coecilia* ist das Herz eben nach hinten gerückt, während der Ursprung der *Carotis externa* weit vorn liegt.

- h. Camp

2. cc. 1914

12

te

1887



selben die Spur einer anfangenden Theilung bemerkbar (Fig. 24). In beiden Exemplaren fehlte jede Andeutung einer Spiralfalte.

Der Truncus von *Menopoma* ist hinten einfach, vorn durch Scheidewände in acht Abtheilungen getheilt, den austretenden Gefäßen entsprechend (Fig. 17). Von den Scheidewänden ist die mediane, vertikale, besonders stark ausgeprägt; dagegen ist diejenige, welche die Abschnitte II und III von einander sondert, nicht wie beim Salamander horizontal gelagert.

In der vorderen Klappenreihe des Conus von *Amphiuma*, der wie gewöhnlich die Form einer kurzen Spirale besitzt, fand ich die normalen vier Klappen, von welchen eine — rechts im Conus sitzend — sich in eine ziemlich wohl entwickelte Spiralfalte fortsetzt, die sich ganz ähnlich wie bei *Salamandra* verhält (Fig. 27). Die Klappe Nr. 4, die im ausgebreiteten Conus an der rechten Seite der soeben erwähnten sich findet, war im untersuchten Exemplar sehr klein, die zwei anderen dagegen recht gut entwickelt. In der hinteren Reihe waren drei selbständige Klappen — die für *Salamandra* normale Anzahl — vorhanden, von denen jedoch diejenige, welche am hinteren Ende der Spiralfalte sitzt, in zwei, eine größere und eine weit kleinere, getheilt ist; an der kleineren ist dann wieder die Andeutung einer Spaltung in zwei kleinere Klappen zu sehen. Die drei Klappen der genannten Reihe sind übrigens von der gewöhnlichen kurzen, breiten Form.

Der Truncus von *Amphiuma* ist mehr als gewöhnlich, namentlich mehr als bei *Menopoma*, der Länge nach gestreckt; sein vorderer Theil ist in zwei nur wenig divergirende Äste gespalten (Fig. 26). Über den inneren Bau des Truncus giebt eine Reihe von Querschnitten die beste Auskunft.

Fig. 18 stellt einen Schnitt nicht sehr weit vom hinteren Ende des Truncus dar. Es ist leicht ersichtlich, dass derselbe einem entsprechenden Schnitt des Salamander-Conus (Fig. 21 meiner Abhandlung üb. Conus und Arterienbogen der Amphibien) sehr ähnlich ist: der Conus ist in acht Abtheilungen gesondert, wovon die zwei ventralen Paare (I und II) durch eine einigermaßen horizontale Scheidewand von den zwei dorsalen (III und IV) geschieden sind; die Abtheilungen Nr. I sind die kleinsten. Die folgenden, weiter nach vorn gelegten, Schnitte sind dem soeben erwähnten ähnlich; nur werden die Abtheilungen Nr. III immer enger (Fig. 19) und enden schließlich blind an der Stelle, wo der Truncus sich spaltet. Hier sondert sich auch die Abtheilung Nr. IV von den anderen, biegt sich

nach außen und hinten und setzt sich als der vierte Arterienbogen (Pulmonalarterie) fort. Fig. 20 stellt einen etwas schiefen Schnitt dar, welcher eben die Spaltungsstelle des Truncus getroffen hat; an der einen Seite sieht man alle vier Truncus-Abtheilungen, nämlich Nr. I und II, das vorderste Ende von Nr. III, und Nr. IV, die sich eben hier als vierter Arterienbogen abzweigt; an der anderen Seite dagegen nur die Abtheilungen I und II, durch eine schräge Scheidewand gesondert. Ein ähnliches Bild wie hier an der einen Seite sieht man dann jederseits in den folgenden Schnitten (Fig. 21) bis endlich auch die Abtheilungen I und II einander verlassen um als erster und zweiter Arterienbogen weiter zu laufen.

### B. Arterienbogen.

Bei *Menopoma* ist an jeder Seite eine Kiemenspalte vorhanden, und zwar zwischen dem dritten und vierten Kiemenbogen; es ist also die hinterste Kiemenspalte der Salamander-Larve, die sich hier erhalten hat, übrigens eben eine der zwei bei *Menobranthus* und *Proteus* verschlossenen<sup>1</sup>. Die zwei Kiemenbogen, welche die Spalte vorn und hinten begrenzen, besitzen am inneren Rande schwache Spuren der knorpelartigen Vorsprünge, die wir von der Salamander-Larve kennen. Eine schwach oder gar nicht pigmentirte Kiemenplatte war bei den drei hierauf untersuchten Exemplaren immer am vierten Kiemenbogen vorhanden; am dritten Kiemenbogen fand sich bei den zwei Exemplaren jederseits eine kleine Kiemenplatte, am dritten Exemplar war dieselbe rechterseits sehr unbedeutend, während sie an der linken Seite ganz fehlte. Vor und hinter der Kiemenspalte erhebt sich eine dicke Hautfalte, so dass die Kiemenspalte im Boden eines Grübchens liegt und die Kiemenplatten verborgen sind; wie die übrige Haut sind auch diese dicken unregelmäßigen Hautfalten stark pigmentirt. — Bei einem der drei untersuchten Exemplare<sup>2</sup> fand ich an der linken Seite oberhalb der Kiemenöffnung eine zungenförmige, 7 mm lange Haut-Verlängerung, die ohne Zweifel als

<sup>1</sup> Im folgenden Schema bedeutet *H* Hyoidbogen, 1, 2, 3, 4 die vier Kiemenbogen, ○ eine offene, — eine verschlossene Kiemenspalte.

Urodel-Larve . . . . .	<i>H</i>	○	1	○	2	○	3	○	4
Siren . . . . .	<i>H</i>	—	1	○	2	○	3	○	4
Menobranthus, Proteus	<i>H</i>	—	1	○	2	○	3	—	4
Menopoma, Amphiuma	<i>H</i>	—	1	—	2	—	3	○	4

<sup>2</sup> Dasselbe ist im Kopenhagener-Museum aufgestellt.

ein ausnahmsweise persistirendes Kiemen-Rudiment gedeutet werden muss.

Aus dem Truncus (vgl. Fig. 22) entspringen die gewöhnlichen vier Arterienbogen<sup>1</sup>, von welchen der zweite und dritte ungefähr gleich stark sind, während ihr Diameter ungefähr doppelt so groß als der des ersten ist. Der vierte Arterienbogen war an dem einen Exemplar (nach welchem Fig. 22 gezeichnet ist) eben so wie bei der Salamander-Larve ein haarfeines Gefäß; am anderen Exemplar war er an der linken Seite nicht viel schwächer als der erste Arterienbogen, an der rechten Seite allerdings schwächer, jedoch stärker als am ersten Exemplar.

Der erste Arterienbogen verhält sich ganz wie bei der Salamander-Larve im Übergangsstadium, bevor noch eine Spur der Carotidendrüse vorhanden ist. In Fig. 22 habe ich genau dessen Verhalten an der linken Seite des einen untersuchten Exemplars wiedergegeben. Eine Spur der obliterierten Kiemenarterie (*1a'*) ist noch vorhanden; dasselbe fand ich auch an der anderen Seite, so wie beim zweiten Exemplar —; von den Anastomosen zwischen Kiemenarterie und Carotis externa haben sich drei erweitert ( $x_1, x_2, x_3$ ). An der rechten Seite desselben Exemplars fand ich, dass nur eine dieser Anastomosen persistirt hatte; das zweite Exemplar verhielt sich an der einen Seite — an der anderen missglückte die Präparation — ähnlich wie im abgebildeten Fall. Zwischen dem ersten Arterienbogen und der Aortenwurzel ist dieselbe Anastomose wie bei der Salamander-Larve vorhanden; sie ist etwas schwächer als die Anastomose zwischen Carotis interna und Aorta. — Vom zweiten und dritten Arterienbogen, die links und rechts der respektiven Kiemenbogen verlaufen und sich oben mit einer gemeinsamen Aorta vereinigen, gehen ganz oben einige kleine Gefäße — nicht in Fig. 22 eingeführt — ab, welche ich als Rudimente der Kiemenarterien deute.

Die Lungenarterie geht — wir beschreiben hier ganz allgemein — ähnlich wie bei der Salamander-Larve vom dritten Arterienbogen ab, kurz vor dessen Vereinigung mit dem zweiten. Die Lungenarterie ist kein starkes Gefäß, schwächer als der erste Arterienbogen; in sie mündet der vierte Arterienbogen. Bei dem abgebildeten Exemplar ist es klar, dass die Lungenarterie eben so wie bei der Salamander-Larve die überwiegende Quantität ihres Blutes

<sup>1</sup> Die zwei auf die Arterienbogen untersuchten Exemplare waren das eine 30, das andere 35 cm lang.

vom dritten Arterienbogen bekam; beim anderen Exemplar, wo der vierte Bogen, das Stück  $\alpha-\beta$ , so wie die eigentliche Lungenarterie ungefähr gleich stark sind, wurde diese zweifelsohne gleichmäßig vom dritten und vierten Arterienbogen gespeist.

Bei *Amphiuma* findet sich jederseits eine Kiemenspalte, nämlich zwischen dem dritten und vierten Kiemenbogen; sie entspricht somit vollkommen derjenigen von *Menopoma*. Am dritten Bogen ist eine recht wohl entwickelte, ziemlich dicke, schwach pigmentirte Kiemenplatte vorhanden, am vierten eine kleinere. Von den knorpelartigen Vorsprüngen am inneren Rande der Kiemenbogen bestehen keine sicheren Spuren.

Wie es schon aus der Beschreibung des Truncus hervorgeht, besitzt *Amphiuma* — eben so wie Triton und manche Exemplare von *Salamandra* — jederseits nur drei Arterienbogen: nur der erste, zweite und vierte Arterienbogen sind vorhanden, während der dritte nur durch den Truncus-Abschnitt Nr. III repräsentirt ist.

Von den Arterienbogen (Fig. 25) ist der erste am schwächsten. Er verläuft hinter dem ersten Kiemenbogen, schwillt zu einer kleinen Carotidendrüse an, giebt eine Carotis externa ab und setzt sich als Carotis externa fort; mit dem zweiten Arterienbogen ist er durch eine ziemlich lange Anastomose verbunden. Etwas oberhalb (wenn die Arterienbogen ausgebreitet sind: außerhalb) der Carotidendrüse sah ich ein kleines Gefäß abgehen, das vielleicht als ein Überrest eines Kiemengefäßes in Anspruch zu nehmen ist. — Der zweite Arterienbogen ist weit stärker als der erste und verbindet sich wie gewöhnlich mit seinem Gegenüber zur Aorta. — Der vierte Arterienbogen endlich biegt sich, nachdem er den Truncus verlassen hat, sofort nach hinten und begiebt sich nach der Lunge; eine Anastomose mit dem zweiten Arterienbogen ist nicht vorhanden. Der vierte Arterienbogen, welcher sich somit direkt in die Lungenarterie fortsetzt, ist stärker als der erste, aber schwächer als der zweite Arterienbogen<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Die stärkere Entwicklung der Lungenarterie von *Amphiuma* in Vergleich mit *Menopoma* entspricht einer stärkeren Entwicklung der Lunge. Bei einem 30 cm langen *Menopoma* war die rechte Lunge von der gemeinsamen Einmündung der Lungen in den Pharynx bis an das hintere Ende 8 cm lang (die linke etwas kürzer); dazu waren die Lungen sehr schmal. Bei einem un-

In meiner oben citirten Abhandlung habe ich darzulegen versucht, dass die Perennibranchiaten keineswegs, wie allgemein angenommen wird, als primitive Formen betrachtet werden dürfen, sondern vielmehr nur, mehr oder weniger modificirte, persistirende Larven-Zustände sind.

Ähnlich scheint es, dass die Derotremen aufgefasst werden müssen. Sind die Perennibranchiaten Urodel-Larven, so sind die Derotremen gewiss Urodelen, die im Übergangs-Stadium stehen geblieben. Die zwei Formen, welche die kleine Gruppe enthält, repräsentiren übrigens nicht dasselbe Stadium. Menopoma ist, wie seine Arterienbogen deutlich bezeugen, ein jüngeres Stadium, hat mehr von der Larve an sich als Amphiuma, welches ein älteres Übergangs-Stadium repräsentirt, ein Stadium, dem Erwachsenen näher steht als Menopoma es thut (der vierte Arterienbogen, die Carotidendrüse). Ferner ist bemerkenswerth, dass eben so wie Siren im Äußeren weit mehr als Menobranchius vom Urodel-Typus abweichend erscheint, in seinen Cirkulations- und Respirations-Organen aber den ursprünglichen Verhältnissen näher steht als dieser, so ist auch das ebenfalls äußerlich abweichende Amphiuma innerlich weit ursprünglicher als Menopoma, nicht nur die Spiralfalte des Conus ganz eingebüßt hat, sondern auch ungemein reducirte Lungen und eine sehr rückgebildete Vorhofscheidewand<sup>1</sup> aufweist (vgl. Menobranchius). — Wenn man die Larven-Natur unserer Formen nicht anerkennen will, stößt man auf ähnliche Widersprüche, als wenn man die Perennibranchiaten als einen primitiven Typus auffasst. In erster Linie muss hier auf das Verhalten des vierten Arterienbogens von Menopoma hingewiesen werden; sein Zustand ist ähnlich wie bei der Larve und wie in der citirten Abhandlung (pag. 562) erwähnt, kann dieser Zustand einen primitiven repräsentiren, er ist eben nur ein Larven-Charakter<sup>2</sup>.

Bei einem ungefähr 67 cm langen Amphiuma war die rechte Lunge eben so gemessen (mitgerechnet) 43 cm lang, die linke 34; und die Lungen stehen an Stärke kaum hinter denjenigen von Salamandra zurück.

<sup>1</sup> Vgl. unten.

<sup>2</sup> Die Rückbildung der Menopoma-Lunge scheint mir darauf hinzuweisen, dass die Lungen der Derotremen eben so wenig wie die der Salamander-Larven und der Perennibranchiaten eine respiratorische Rolle besitzt. Leider sind Angaben über die Lebensweise der Derotremen so ungemein spärlich.

### 3. Bemerkungen über das Herz der Amphibien.

Die in den folgenden Zeilen mitgetheilten Beobachtungen sind bei Gelegenheit meiner Conus-Untersuchung gemacht. Dieselben machen, was ich ausdrücklich hervorhebe, auf Vollständigkeit keine Ansprüche; sie haben einen ganz gelegentlichen Charakter und sind lediglich dadurch motivirt, dass der Gegenstand ein nur wenig bearbeiteter ist und irrige Anschauungen über denselben, wie es scheint, nicht ganz selten sind.

Vom Sinus venosus kann ich mittheilen, dass derselbe bei den Amphibien ähnlich wie bei *Ceratodus* in zwei sehr ungleiche Abtheilungen geschieden ist, die kleinere für die Pulmonal-Vene, die größere für die Körpervenen<sup>1</sup>. Fig. 16 ist eine möglichst genaue Wiedergabe eines Querschnittes des Sinus venosus von *Siredon*, nach einem Exemplar gemacht, bei welchem der Sinus mit geronnenem Blut gefüllt und ausgedehnt war.

Das Atrium ist immer durch eine Scheidewand in eine rechte und eine linke Abtheilung gesondert. Die Scheidung habe ich bereits bei Salamander- und Frosch-Larven ganz deutlich gefunden (Schnittserien). Der linke Vorhof scheint immer der kleinere zu sein.

Die Vorhofs-Scheidewand heftet sich immer an die Mitte der beiden Atrioventricular-Klappen (Fig. 13—14) und endigt hinten mit einem freien Rand vor dem Ostium atrioventriculare. Bei den Urodelen scheint die Scheidewand — im Gegensatz zu den Anuren — immer mehr oder weniger durchlöchert zu sein. LANGERHANS<sup>2</sup> hat dies bei *Salamandra* und *Triton* gefunden und für Erstere kann ich durch eigene Untersuchung (an mit Alkohol ausgespritzten, gehärteten und gefärbten Herzen) seine Angabe bestätigen. Die Lücken waren zuweilen recht zahlreich, zuweilen aber sehr sparsam; so zahlreich, wie LANGERHANS angiebt, habe ich sie allerdings nicht gesehen. Bei *Siredon* fand ich ebenfalls kleine Lücken in der Scheidewand, aber spärlich, und es wird sich wohl allgemein bei den normalen Urodelen eine spärliche Durchlöcherung finden. Ungemein große und zahlreiche Lücken fand ich bei *Melopoma*, wo dieselben ein weit größeres Areal als die Balken aus-

<sup>1</sup> Man vgl. SABATIER'S Beschreibung des Sinus venosus des Frosches in seiner großen Arbeit *Études sur le Coeur*, pag. 146.

<sup>2</sup> Notiz z. Anat. d. Amphibienherzens. *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, 23. Bd., 1873, pag. 457—458.

machen (vgl. Fig. 15). Bei Weitem weniger zahlreich und weit kleiner als bei *Menopoma* sind die Lücken bei *Amphiuma*, wenn gleich gerade nicht spärlich zu nennen. Sehr spärlich ist die Durchlöcherung bei *Siren*, wenn gleich die Lücken keineswegs fehlen. Bei *Menobranchus* fand ich, eben so wie HUXLEY<sup>1</sup>, das Septum außerordentlich stark durchlöchert, nur aus einer Anzahl zusammengewebter Fäden bestehend; ganz ähnlich sind auch die Verhältnisse bei *Proteus*<sup>2</sup>. Bei *Coecilia* ist ebenfalls — wie auch WIEDERSHEIM beobachtet hat<sup>3</sup> — die Scheidewand von zahlreichen Lücken durchbrochen<sup>4</sup>. — Über den Bau der Scheidewand kann ich anführen, dass dieselbe aus Bindegewebe mit eingeflochtenen elastischen und Muskel-Fasern besteht.

Bei den normalen Anuren (*Rana*, *Bufo*, *Hyla*, *Bombinator*) ist der Conus und Truncus mit der Wand des Atriums durch loses Bindegewebe verbunden, während eine solche Verbindung bei den Urodelen und auch bei *Pipa* nicht vorhanden ist; es ist nicht ohne Interesse, dass bei Anuren-Larven (*Rana esculenta*) sogar in sehr vorgertickten Stadien das Atrium nicht mit dem Conus verbunden ist. Bei *Coecilia* ist der Conus und Truncus durch einzelne bindegewebige Fäden (was auch in Fig. 49 meiner citirten Abhandlung angedeutet wurde) mit dem Atrium verbunden, — woraus jedoch nicht auf eine nähere Beziehung zu den Anuren geschlossen werden darf.

Von der äußeren Gestalt des Atriums erwähne ich nur, dass dasselbe bei *Pipa* in mehrere große Lappen ausgezogen ist, welche

<sup>1</sup> HUXLEY, On the Struct. of the Skull and of the Heart of *Menobranchus*. Proc. of the Zool. Soc. 1874, pag. 201—202. Pl. XXXII, Fig. 5.

<sup>2</sup> HUXLEY (l. c., pag. 202) konnte bei *Proteus* keine Spur eines Septum finden. Dagegen fand er es bei *Siren* »complete«.

<sup>3</sup> Anatomie der Gymnophionen 1879, pag. 78.

<sup>4</sup> FRITSCH giebt in seiner Abhandlung »Zur vgl. Anat. des Amphibienherzens«, MÜLLER's Archiv 1869, pag. 729, an, dass er zuweilen die Vorhof-Scheidewand an mit Talg eingespritzten Froschherzen nicht auffinden konnte. Dass die Scheidewand bei *Rana* — wie der Verf. hieraus schließt — zuweilen fehlen sollte, scheint mir aus physiologischen Gründen durchaus unwahrscheinlich, und ich finde es weit natürlicher anzunehmen, dass in den beobachteten Fällen nur der eine Vorhof mit Masse gefüllt und die Scheidewand ganz zur Seite gedrängt wurde, wodurch der Vorhof als einheitlich erscheint wird. Ich habe selbst an mit Weingeist injicirten Herzen zuweilen Ähnliches gesehen, wenn gleich ich immer — und ich habe viele Herzen untersucht — eine ganz schöne Scheidewand fand. Ich habe die Angabe von FRITSCH hier deshalb erwähnt, weil dieselbe von verschiedenen Verfassern citirt worden ist.



den Ventrikel zum Theil verhüllen (Fig. 17 meiner Abhandlung über Conus und Arterienbogen der Amphibien). Recht interessant ist es, dass man Ähnliches bei zwei eben nicht verwandten Formen, nämlich bei *Amphiuma* (Fig. 26 dieser Abhandlung) und bei *Siren* findet.

Von Atrioventricularklappen habe ich immer (*Salamandra*, *Siredon*, *Menopoma*, *Amphiuma*, *Siren*, *Menobranchus*, *Proteus*, *Rana*, *Bufo*, *Coecilia*<sup>1)</sup>) zwei echte bindegewebige Klappen, eine dorsale und eine ventrale, gefunden. Es sind kurze, breite, bald dünnere (Urodelen) bald dickere (Anuren) Taschenklappen, die mit der Ventrikelwand — eben so wie die Conusklappen mit der Conuswand — durch mehr oder weniger zahlreiche Fäden verbunden sind (Fig. 13, 14). Außer diesen zwei Klappen fanden sich bei *Amphiuma* noch ein paar kleine überzählige Klappen vor.

Der Ventrikel enthält immer einen kleinen Hohlraum, welcher mit den Gängen und Räumen der spongiösen Herzwand in Verbindung steht. Niemals ist die Spur einer Theilung in mehrere Ventrikelabschnitte vorhanden — auch nicht bei *Pipa*, wo MECKEL «eine deutliche Scheidewand» sah, offenbar durch deren vermeintliche »Schildkrötenähnlichkeit« irre geleitet<sup>2)</sup>. Ich möchte hier nicht unerwähnt lassen, dass *Pipa* — wie auch MECKEL bemerkt — im Vergleich mit *Rana* und *Bufo* sich durch die Kürze ihres Ventrikels auszeichnet — eben so wie die Urodelen es gewöhnlich thun (*Salamandra*, *Siredon*, *Menopoma*; nur wenig länger als bei diesen ist der Ventrikel bei den langgestreckten *Amphiuma* und *Proteus*, etwas länger bei *Siren*, noch mehr bei *Coecilia*).

Kopenhagen, Januar 1882.

<sup>1)</sup> Es ist gerade nicht in einer sehr glücklichen Weise dass WIEDERSHEIM unseren Klappenapparat beschreibt (Anat. d. Gymnophionen, pag. 78): »Im Septum atrio-ventriculare finden wir eine schöne Valvula tricuspidalis mit allen ihren Attributen, sehr zierliche Chordae tendineae etc.« In der That finden sich bei *Coecilia* die gewöhnlichen zwei Atrioventricularklappen, in gewöhnlicher Weise durch einige feine kurze Fäden an die Wand geheftet; mit den Chordae tendineae der Säugethiere haben die Fäden eben so wenig zu thun als die Klappen mit der Valvula tricuspidalis.

<sup>2)</sup> MECKEL, System der vgl. Anatomie, V. Theil, pag. 217.



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VI—VIII.

- Fig. 1—5 sind Querschnitte durch die Carotidendrüse eines erwachsenen Salamanders an dem Übergang derselben in den ersten Arterienbogen und in die Carotis externa, also durch das innere Ende der »Drüse«; Fig. 1 ist der äußerste, Fig. 5 der innerste der fünf Schnitte. In Fig. 1 sieht man außerdem noch die Querschnitte der zwei anderen Arterienbogen. *1a* die frühere erste Kiemenarterie, *ce* Wurzel der Carotis externa, 2 und 4 zweiter und vierter Arterienbogen.
- Fig. 6. Querschnitt durch das innere Ende der Carotidendrüse eines jungen Salamanders mit ganz kurzen Kiemenstummeln. Man sieht noch ganz deutlich die Grenze zwischen den zwei mit einander verschmolzenen Gefäßen, der früheren Kiemenarterie (*1a*) und der Carotis externa (*ce*).
- Fig. 7—9 stellen Querschnitte durch die anderseitige Carotidendrüse desselben Individuums vor, Fig. 7 ungefähr durch die Mitte, 8 und 9 näher dem äußeren Ende der »Drüse«. *1v'* Überrest der Kiemenvene, längs durchgeschnitten.
- Fig. 10. Querschnitt durch die Carotidendrüse eines anderen jungen Salamanders.
- Fig. 11. Querschnitt der Carotidendrüse von *Amphiuma*.
- Fig. 12. Querschnitt der Carotidendrüse von *Bufo cinereus*. *kn* Knorpelkern.
- Fig. 13. Atrioventricularklappe (ventrale) von *Rana*.
- Fig. 14. Atrioventricularklappe (ventrale) von *Salamandra*. *at* Atrium, *ve* Ventrikel, *sch* Vorhofs-Scheidewand, abgeschnitten, *kl* Klappe.
- Fig. 15. Theil der Vorhofs-Scheidewand von *Menopoma*. *r* hinterer, freier Rand derselben.
- Fig. 16. Querschnitt des Sinus venosus von *Siredon*. *svp* Pulmonalis-Abtheilung des Sinus, *svv* Körperven-Abtheilung desselben.
- Fig. 17. Querschnitt des Truncus arteriosus von *Menopoma*. *I, II, III, IV* die vier Abtheilungen des Truncus, den Arterienbogen entsprechenden.
- Fig. 18—21. Vier Querschnitte des Truncus von *Amphiuma*, aus einer größeren Reihe erwählt, Fig. 18 am weitesten nach hinten, Fig. 21 am weitesten nach vorn gelegen.

- Fig. 22.** Arterienbogen von *Menopoma* (ungefähr in doppelter Größe). *tr* Truncus, 1, 2, 3 die drei ersten Arterienbogen, 4 und  $\alpha-\beta$  der vierte Arterienbogen, *ce* Carotis externa, *ci* Carotis interna, *p* Lungenarterie, *aw* Aortenwurzel, *ao* Aorta, *1a'* Überrest eines Kiemengefäßes, wahrscheinlich der Kiemenarterie,  $x_1-x_3$  Anastomosen. Vgl. Fig. 31 und 34 meiner Abhandl. üb. Conus und Arterienbogen d. Amphibien.
- Fig. 23.** Herz desselben. *co* Conus, *ve* Ventrikel, *at* Atrium, *sv* Sinus venosus. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 22.
- Fig. 24.** Conus desselben, der Länge nach aufgeschnitten und ausgebreitet.
- Fig. 25.** Arterienbogen von *Amphiuma* (ungefähr natürlicher Größe). *1v'* wahrscheinlich ein Überrest der Kiemenvene, *cd* Carotidendrüse. Die übrigen Buchstaben wie vorhin.
- Fig. 26.** Herz desselben.
- Fig. 27.** Conus desselben, aufgeschnitten und ausgebreitet.



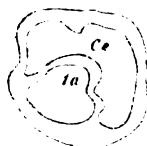
*Fig.1.*



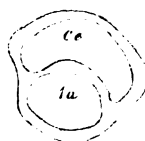
*Fig. 2.*



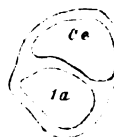
*Fig. 3.*



*Fig.4.*



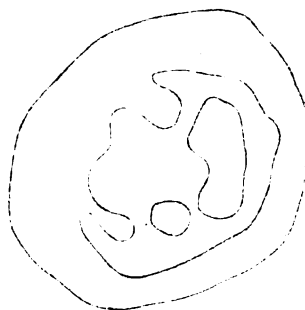
*Fig.5.*



*Fig. 6.*



*Fig. 7.*



**Fig.8.**

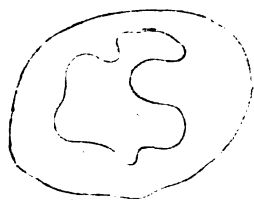

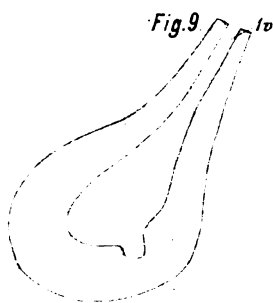


Fig. 9.  10



*Fig.10.*

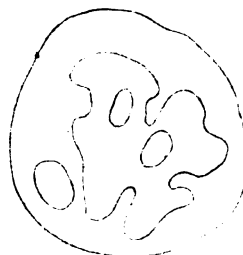




Fig.11.



Fig.12.



Fig.17.

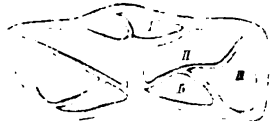


Fig.13.



Fig.18.



Fig.14.

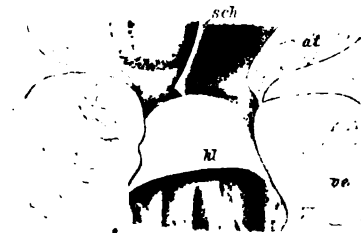


Fig.19.

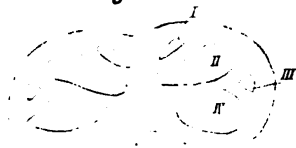


Fig.15.



Fig.20.

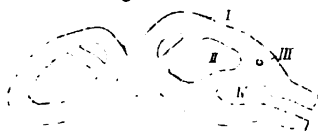


Fig.21.

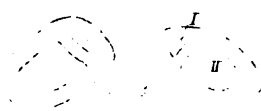


Fig.16.





Fig. 22.

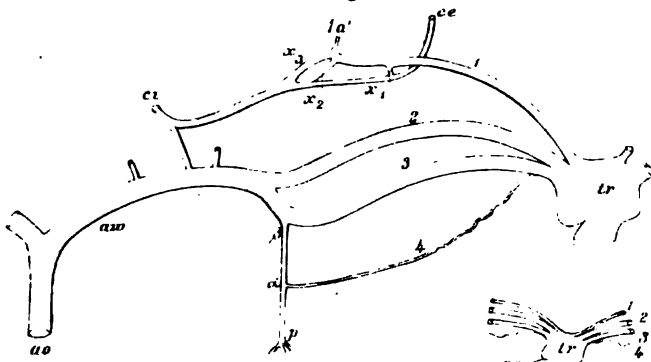


Fig. 23.

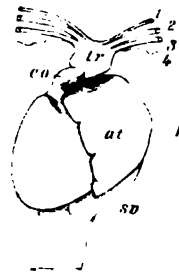


Fig. 25.

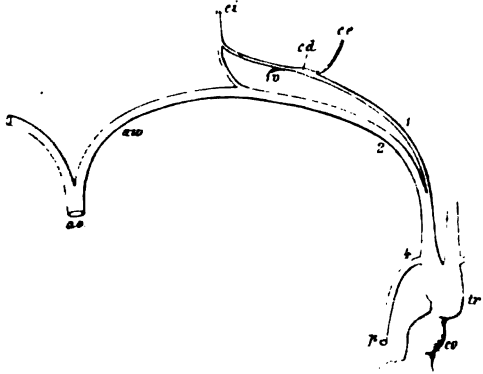


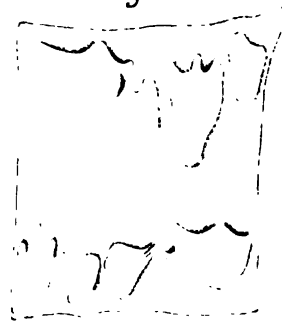
Fig. 26.



Fig. 27.

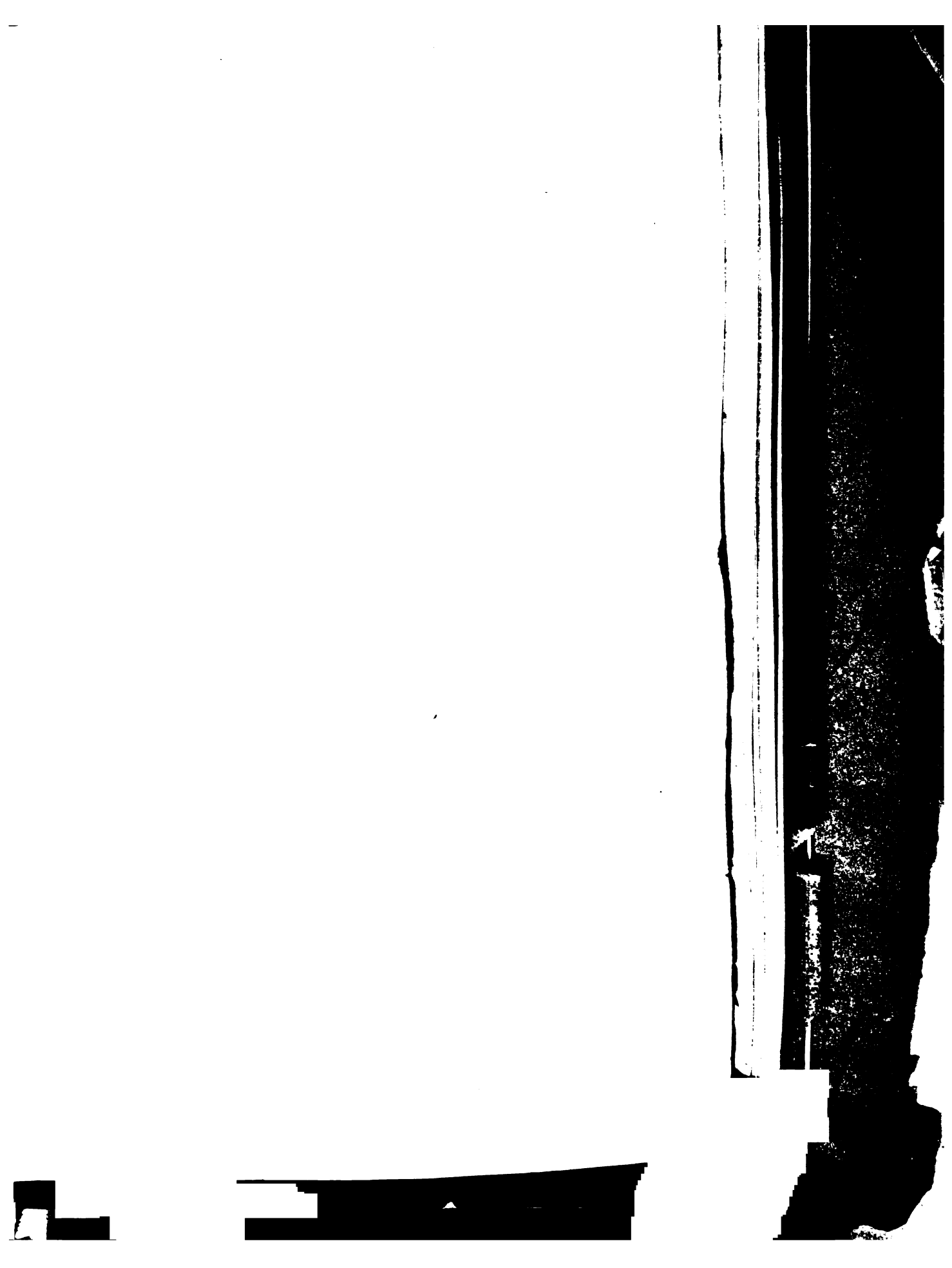


Fig. 24.











15

Ueber die Vermehrung  
der rothen  
Blutkörperchen bei Amphibien.

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung  
der Doctorwürde in der Medicin und Chirurgie,  
welche mit

Genehmigung der hohen medicinischen Facultät  
der Vereinigten

Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

nebst den beigefügten Thesen  
am 9. August 1884 Mittags 12 Uhr  
öffentlich vertheidigen wird

**Wilhelm Aly**  
aus Magdeburg.

Referent: Professor Dr. Eberth.

OPPONENTEN:

F. Wolfrom, cand. med.

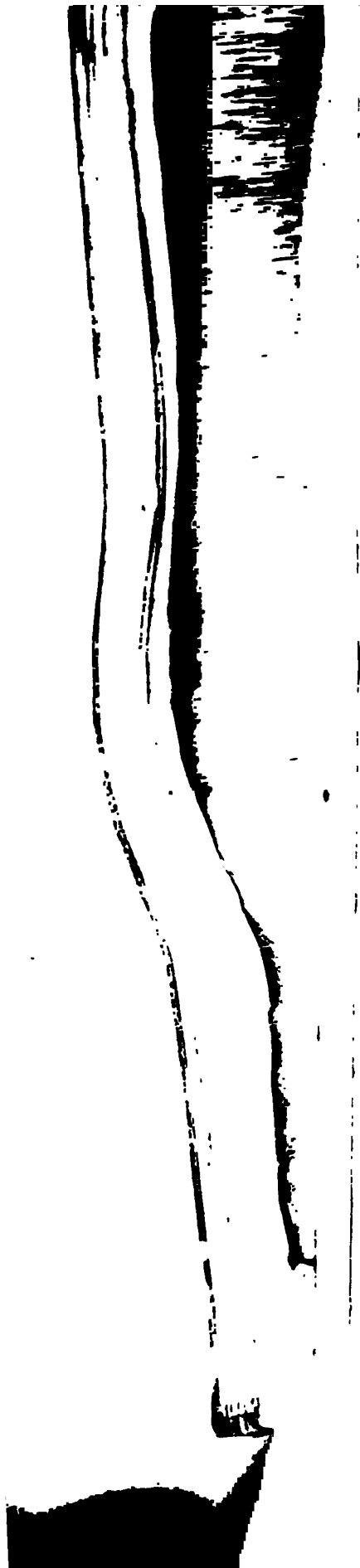
F. Kalkoff, cand. med.

HALLE a/S.

Druck von Otto Hendel.

1884.

40



15  
c. c. c.  
H. Comp.  
200. 1914

# Ueber die Vermehrung der rothen Blutkörperchen bei Amphibien.

5

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung  
der Doctorwürde in der Medicin und Chirurgie,

welche mit  
Genehmigung der hohen medicinischen Facultät  
der Vereinigten

Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

nebst den beigefügten Thesen  
am 9. August 1884 Mittags 12 Uhr  
öffentlich vertheidigen wird

**Wilhelm Aly**  
aus Magdeburg.

Referent: Professor Dr. Eberth.

OPPONENTEN:

F. Wolfrom, cand. med.

F. Kalkoff, cand. med.

HALLE a/S.

Druck von Otto Hendel.  
1884.

40

Imprimatur.

Professor Dr. J. Bernstein

h. t. Decanus.



Seinen theuren Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

H. Camp  
Dec. 1914.

12

te  
1897





H. Camp  
Dec. 1914

12

te

Die Lehre von der Physiologie des Blutes und speciell die Lehre von der Blutbildung und Regeneration hat lange Zeit im Argen gelegen.

Die Zahl der Forscher, die über dieses ebenso schwierige wie wichtige Thema gearbeitet haben, ist eine überaus grosse. Dementsprechend sind auch die verschiedensten Theorien aufgestellt worden, von denen eine jede einen andern Modus der Blutbildung zu entwickeln und zu stützen versuchte. Man ist hierbei auf die sonderbarsten Ideen gerathen, Ideen, die selbst einem ungeübten Beobachter sofort als unwahrscheinlich und gekünstelt auffallen müssen. Wir sprechen davon noch weiter unten.

Zunächst mögen hier die verschiedenen Theorien bedeutender und namhafter Autoren Platz finden.

Um bei dieser Schilderung chronologisch und zugleich der Entwicklung der ganzen Lehre von der Blutbildung entsprechend vorzugehen, so beginne ich mit jener alten Theorie, nach der die Entwicklung der rothen Blutkörperchen einzig und allein aus den farblosen Blutzellen stattfinden sollte; es war dies eben nichts Anderes als eine Theorie, weil man nichts Besseres auszuführen wusste; aber dahingehende Beobachtungen, die eine Umwandlung der weissen Blutkörperchen in rothe sicher stellten, sind nie gemacht worden. — Erst in den sechziger Jahren eröffnete der Befund von kernhaltigen rothen Blutkörperchen ein neues Feld für die Untersuchungen der Regeneration des Blutes.

Der Erste, der diese Beobachtung machte, war Erb<sup>1</sup> und zwar wies er sie zuerst beim Thiere nach; beim Menschen fand bald darauf Klebs<sup>2</sup> dieselben, er beobachtete sie im cirkulirenden Blute und wollte demgemäss auch ihre Entstehung dorthin verlegen.

<sup>1</sup> Virch. Arch. f. pathol. Anat. Bd. 34.

<sup>2</sup> Virch. Arch. Bd. XXXVIII p. 179.

Im Jahre 1866 hat Eberth<sup>1</sup> im Blute einer leukämischen Milz dieselben Formen von rothen Blutzellen gefunden; dieselben besaßen einen grossen Kern, aber nur geringe Protoylasma-Mengen.

Einen Schritt weiter brachten Bizzozero<sup>2</sup> und Neumann<sup>3</sup> die Lehre durch den Nachweis der gekerntten rothen Blutzellen im Knochenmark. Sie sind dann auch die Ersten gewesen, die das Knochenmark als den Ort der Umwandlung der farblosen Blutelemente angesehen haben.<sup>4</sup>

Nachdem die Beobachtungen so weit gediehen waren, wurden die neuen Entdeckungen von den verschiedensten Forschern aufgegriffen, und Jeder suchte den Befund auf seine Weise für sich und seine Theorien zu verwerthen. Sehr bald tauchten die mannigfaltigsten Ansichten über die Umwandlung der gekerntten rothen Blutkörperchen zu den ungekernten auf; die Einen behaupteten, dass der Kern aus dem Protoplasmaleib auswandern, die Anderen wollten eine Einschmelzung desselben beobachtet haben. Manche liessen es unentschieden.<sup>5</sup>

Der eifrigste Vertreter der Theorie, nach der der Kern der Zelle verlassen soll, ist Rindfleisch.<sup>6</sup>

Er stützt seine Behauptung auf Beobachtungen, die er an Zupfpräparaten des Knochenmarkes gemacht haben will; und zwar bestehen dieselben darin, dass er dabei Gelegenheit hatte, neben den gewöhnlichen rothen Blutkörperchen auch solche zu sehen, deren Kern excentrisch lag oder auch ein Stück über die Peripherie der Zelle hervorragte, resp. abgeschnürt oder nur noch durch einen dünnen Faden mit derselben verbunden war. Die farbige Zellschubstanz soll nun zum normalen Blutkörperchen werden, während der Kern, dem ein Theil des Protoplasmas anhaften bleibt, neue farbige Substanz ansetzt.

An einer andern Stelle berichtet Rindfleisch von glockenförmigen Gebilden und „herniösen Ausstülpungen“ des Kerns, die ein vorbereitendes Stadium zur gänzlichen Ausstossung des Kerns selbst sein sollen.

<sup>1</sup> Virch. Arch. 1867 und 1868.

<sup>2</sup> Bizzozero, Berl. klin. Wochenschrift 1868. Nr. 40.

<sup>3</sup> Neumann, Gazz. med. Ital. Lombard. 1868. Nr. 46. 1869. Nr. 24.

<sup>4</sup> Neumann, Arch. f. Heilkunde 1874. V u. VI.

<sup>5</sup> Orth, Normal. Histologie 1878 p. 102.

<sup>6</sup> Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVII.

Im Anfang, bevor er seine eigenen Entdeckungen über den Gegenstand gemacht hatte, schloss sich auch Bizzozero<sup>1</sup> der Hypothese von Rindfleisch als der annehmbarsten von denen, die über diesen Punkt aufgestellt sind, und von denen die wichtigsten unten folgen sollen, an. Auch er hat solche Trennungen beobachtet<sup>2</sup> und beschreibt dieselben folgender Massen:

„Mit dem Verschwinden des Kernes hängt vielleicht eine Erscheinung zusammen, die ich häufig, besonders bei den Untersuchungen des menschlichen Knochenmarkes beobachtet habe. Man sieht nämlich, oft unter Anwendung von indifferenten Kochsalzlösungen, dass der Kern eine peripherische Lage in der Zelle eingenommen hat; in anderen Zellen treibt der Kern, an der Stelle, wo er liegt, die rothe Zellsubstanz knopfförmig nach aussen; in noch anderen ist der Kern frei geworden und schwimmt in der zugesetzten Flüssigkeit, während an der Zelle selbst nur die an ihrer Spitze unregelmässig ausgezackte Vorragung, durch den Austritt des Kernes erzeugt, wahrzunehmen ist.

Handelt es sich um eine Leichenerscheinung oder vielmehr um einen Befund, der mit den während des Lebens stattfindenden Vorgängen zusammenhängt?“

Im Gegensatz zu dieser Theorie steht die von Kölliker<sup>3</sup> zuerst aufgestellte Hypothese von der Einschmelzung des Kernes, die später von

A. v. Brunn<sup>4</sup> und A. Eberhardt<sup>5</sup> bestätigt, besonders aber von Neumann<sup>6</sup> vertheidigt ist.

Derselbe schliesst sich nicht nur vollständig der Ansicht Köllikers an, sondern er spricht dies auch in seiner Arbeit über die embryonale Leber<sup>7</sup> deutlich aus. Die Beobachtungen, auf welche Neumann seine Ansicht baute, bestanden darin, dass Kölliker „im embryonalen Blute die Grösse der Kerne in sehr bedeutenden Grenzen schwanken sah und an einigen von ihnen ausserdem Einschnürungen und ein Zerfallen in zwei, drei oder

<sup>1</sup> Bizzozero, Moleschotts Untersuchungen Bd. XIII. p. 153.

<sup>2</sup> Derselbe. Morgagni. 1869.

<sup>3</sup> Kölliker, Zeitschrift f. rationelle Medic. 1846.

<sup>4</sup> Brunn, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XIV.

<sup>5</sup> Eberhardt, Dissertat. inaug. Reginoti 1877.

<sup>6</sup> Neumann, Zeitschrift für klin. Medicin. Bd. III. Hft. 3.

<sup>7</sup> Arch. f. Heilkunde. XV. pag. 459.

vier sehr kleine, runde, zusammenliegende Körperchen wahrnahm.“ Auch später sprach sich Kölliker an einer andern Stelle<sup>1</sup> dahin aus, dass die Kerne in den embryonalen Blutzellen sich abplatteten, verkleinern und bei Essigsäurezusatz eine grosse Neigung zum Zerfallen zeigen. Neumann hat später die Thatsache noch oft bestätigt gefunden; nach ihm soll es sehr leicht sein, „in der Leber die ja ein mächtiger Bildungsheerd ist, alle Uebergänge zwischen farbigen Blutkörperchen mit wohlausgebildeten einfachen oder mehrfachen Kernen und solchen, welche an Stelle des Kernes nur ein einzelnes oder ein paar kleine oder eckige Granula einschliessen aufzufinden.“ Letztere sind als Kernreste anzusehen.

Eine andere Hypothese, die der von Rindfleisch nicht unähnlich ist, hat Malassez<sup>2</sup> ausgesprochen. Er ist der Ansicht, dass die gekerneten rothen Blutkörperchen des Knochenmarkes aus ihrer Peripherie Sprossen einer farbigen Substanz treiben, welche weiter wachsen und, indem sie sich ablösen, eine rothe Blutzelle bilden.

Der Unterschied zwischen beiden Theorien beruht darin, dass hier der Kern, mit einer Protoplasmaschicht umgeben, zurückbleibt und dort nur von farblosem Protoplasma eingehüllt wird.

So ähnlich auch die Vorgänge zu sein scheinen, ist Malassez der Ansicht, dass das Wesen der Theorien ein durchaus verschiedenes sei; nach Rindfleisch spaltet sich das kernhaltige rothe Blutkörperchen in seine beiden Bestandtheile, Protoplasma und Kern; seine Rolle ist beendet, und es sind so viel Zellen erforderlich, als rothe Blutzellen geschaffen werden sollen. Nach der Theorie von Malassez bleibt die rothe Zelle fortbestehen; der Protoplasma-defekt wird wieder ergänzt, und so kann die Zelle noch immer fort neue Blutkörperchen erzeugen.

Diese Deutung Malassez's ist aber nicht unanfechtbar; denn die Möglichkeit liegt wohl vor, dass auch der von farblosem Protoplasma eingehüllte Kern neue farbige Substanz produziert, und so der weiteren Produktion von farbigen Zellen weiter nicht hinderlich im Wege steht.

---

<sup>1</sup> Kölliker. Mikroskop. Anat. II. 2. p. 390. Handbuch d. Gewebelehre. 5. Aufl. pag. 638.

<sup>2</sup> Malassez, Laboratoire d'Histologie du Collège de France. Trav. de 1882.



Eine weitere Hypothese lässt die gekernten rothen Blutkörperchen von Riesenzellen abstammen, die sich in einigen blutbildenden Organen finden.

Solche Zellen sind vor längerer Zeit von Remak und Kölliker in der fötalen Leber, Milz und im Knochenmark beschrieben worden; sie zeichnen sich aus durch Form und Anordnung der Kerne, die in der Mitte der Zelle liegen und, um mit Bizzozero zu reden, „einen mit vielen Sprossen besetzten Kern, oder um mich objektiver auszudrücken, mehrere unvollständig und unregelmässig unter einander verschmolzene Kerne“ darstellen. Dieses Verhalten veranlasste den gleichen Autor diese Elemente als „Riesenzellen mit centralem, in Knospenbildung begriffenen Kern“ zu bezeichnen.

Foà und Salvioli<sup>1</sup> sind es nun gewesen, die diese Elemente als Erzeuger der kernhaltigen rothen Blutkörperchen angesehen haben: von dem „nukleären Haufen“ soll sich eine Knospe erheben, die, nachdem sie sich vergrössert und abgelöst hat, gegen die Peripherie der Zelle vordringt; hier wird sie von einer Schicht hyaliner Substanz umgeben, die vom Protoplasma geliefert wird. Der Weg nach aussen wird fortgesetzt, es bildet sich an der Peripherie der Zelle eine Sprosse, und durch allmähliche Abschnürung derselben entsteht schliesslich die Tochterzelle, die aus einem Kern mit der ihn umhüllenden hyalinen Substanz besteht, und die durch allmähliche Aufnahme von Haemoglobin sich zu einem gekernten rothen Blutkörperchen umwandelt.

Dies sind in Kurzem die wichtigsten Hypothesen über die Bildung der kernlosen rothen Blutzellen, und wenn auch die Erörterung dieser Frage mich etwas abgelenkt hat von dem Wege, der mir vorgeschrieben ist, in Anbetracht dessen, dass wir es bei den Blutverhältnissen der Amphibien nur mit gekernten rothen Blutkörperchen zu thun haben, so bin ich doch der Ansicht, dass eine Uebergehung dieses Theiles von der Blutbildungslehre eine Lücke in meiner historischen Uebersicht veranlasst hätte; zu dem werde ich noch Gelegenheit haben, wenn auch beiläufig, in meinen Untersuchungen von ungekernten farbigen Zellen zu sprechen.

Mag nun hierdurch die Umwandlung der kernhaltigen rothen Blutzellen zu kernlosen festgestellt sein oder nicht, die Hauptfrage,

<sup>1</sup> Archivio delle scienze mediche Vol. IV.

h. v. Gerny  
2. 10. 1914

12

te

die sich an die vorhergehenden Erörterungen eng anschliesst, ist die nach der Ursprungsstätte der gekerneten farbigen Zellen.

Wenn die althergebrachte Hypothese, dass die rothen Blutkörperchen sich überhaupt aus den farblosen entwickeln, früher allgemeinen Anklang fand, so gibt es auch bis auf den heutigen Tag eine Reihe von Autoren, die von dieser Theorie nicht ablassen, sondern mit unerschütterlicher Festigkeit in den weissen Blutkörperchen die Vorstufen der gekerneten rothen sehen.

Unter den Vertretern dieser Theorie finden wir Böttcher<sup>1</sup>, Brandt<sup>2</sup>, Schmidt<sup>3</sup> und Recklinghausen<sup>4</sup>. In der neuesten Zeit hat auch Feuerstack<sup>5</sup> über den Gegenstand eine längere Arbeit veröffentlicht.

Kann man auch Nichts einwenden gegen eine Annahme, dass eine Umwandlung farbloser Blutkörperchen in farbige vor sich geht; ist man vielmehr a priori dazu geneigt, auf diese Weise einen Zusammenhang zwischen Elementen zu konstatiren, deren gemeinsames Vorkommen in der Blutflüssigkeit auf eine gewisse Abhängigkeit von einander hinzudeuten scheint, so muss man auf der anderen Seite bedenken, dass die ganze Lehre von dem Umwandlungsprocess der farblosen Blutkörperchen absolut unbegründet und durch keinerlei Beobachtungen irgendwie gestützt ist, sondern nichts weiter darstellt, als eine Hypothese, zu der man gegriffen hat, weil man sich keine andere Erklärung über die Entstehung der rothen Blutzellen zu machen vermochte.

Wenn nun auch von meiner Seite die Möglichkeit dieser Annahme nicht geleugnet werden soll, so ist man nothwendig Weise dazu veranlasst, an die Frage von einer anderen Seite heranzutreten, nachdem durch die Italiener ein neuer Faktor in den complicirten Process der Blutbildung hineingebracht worden ist, der einerseits so viel Ungezwungenes und Natürliches enthält, andererseits aber so unbestreitbar und unleugbar dasteht, dass damit jene erste Theorie nothwendiger Weise in den Hintergrund gedrängt werden muss. Denn was liegt näher, als eine sicher

---

<sup>1</sup> Virch. Arch. Bd. XXXIII.

<sup>2</sup> Arch. für mikrosk. Anat. XIII.

<sup>3</sup> Pflügers Arch. IX. pag. 353

<sup>4</sup> Arch. für mikrosk. Anat. Bd. II. p. 187.

<sup>5</sup> Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXXVIII.

wiesene und zu demonstrende Thatsache gegen eine auf schwachen Füßen stehende Hypothese einzutauschen?

Was ich meine, liegt auf der Hand: Die Regeneration des Blutes durch Theilung der kernhaltigen rothen Blutkörperchen. Der erste Autor, der darauf hingewiesen, und der auch späterhin bis in die neueste Zeit durch seine Untersuchungen die Sachlage mehr und mehr klar zu legen versucht hat, ist Bizzozero. Im Jahre 1869 veröffentlichte derselbe seine ersten Untersuchungen<sup>1</sup> über die Theilungen der kernhaltigen Blutkörperchen im Knochenmark der Säugethiere; bestätigt wurden diese Angaben durch Foà, Salvioli<sup>2</sup>, Rindfleisch<sup>3</sup> und Peremeschko<sup>4</sup>.

Im Laufe der Zeit wies Bizzozero das Vorkommen der Theilungen der kernhaltigen rothen Blutzellen nicht nur für das Embryonalleben, sondern auch an erwachsenen Thieren aller Klassen nach<sup>5</sup>.

Die Art, in der sich die Theilung derselben vollzieht, ist die Karyokinese, wie sie Flemming<sup>6</sup> in seinem bahnbrechenden und klassischen Werke über „Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung“ auch für andere Zellen angibt.

Bei den Säugethiern ist die Kleinheit der Elemente einer Verfolgung der einzelnen Stadien hinderlich; befriedigendere Resultate hat Bizzozero und Torre<sup>7</sup> dagegen im Knochenmark der Vögel gewonnen.

Bizzozero unterscheidet hier vier Formen der in Theilung begriffenen Körperchen:

1. Runde oder ovale Zellen mit schwach gefärbtem Protoplasma und intensiv tingirtem Kern. Letzterer hat die Gestalt einer in der Aequatorialebene der Zelle liegenden Platte und erscheint in der Flächenansicht als Querbinde; er hat zuweilen keine Struktur, dann erscheint er auch gekörnt oder filamentös.

<sup>1</sup> Bizzozero, Sul midollo delle ossa (Morgagni 1869).

<sup>2</sup> Archivio per le scienze mediche. Vol. IV.

<sup>3</sup> Rindfleisch, Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVII.

<sup>4</sup> Peremeschko, Biolog. Centralbl. Bd. I. Nr. 2.

<sup>5</sup> Bizzozero, Centralbl. f. d. medic. Wissenschaft Nr. 8. 1881 und Mole-schotts Unters.

<sup>6</sup> Flemming, Leipzig. Vogel. 1882 pag. 193 u. 289.

<sup>7</sup> Centralbl. f. d. medic. Wissensch. 1880. Nr. 40.



2. Ovale Zellen mit zwei Kernen. Dieselben liegen quer an den Polen; ihre Struktur ähnelt den vorigen. Die Gestalt ist bohnenförmig, und zwar kehren sich die beiden Kerne die konkave Seite zu. An den Letzteren treten hier und da feine Hervorragungen auf, von denen einzelne nach dem gegenüberliegenden Kerne feine Fäden entsenden.

3. Ähnliche Zellen, wie die vorigen: Die Kerne sind völlig getrennt; in der Aequatorialebene ist der Zelleib eingeschnürt.

4. Ebenfalls ähnliche Zellen wie unter Nr. 2 mit tiefer Einschnürung. Die Kerne sind scharf begrenzt, kugelig, und besitzen im Innern ein in helle Grundsubstanz eingebettetes Reticulum. Die Kerne sind demgemäss als in Ruhe befindlich anzusehen.

Diese Formen kehren nun immer wieder bei den späteren Beobachtungen an den niederen Wirbelthieren, an den Amphibien und Fischen, und zwar stellte sich heraus, dass die Blutbildung bei den einzelnen Thierarten an bestimmte Organe gebunden ist.

Für die Säugethiere und Vögel ist dieses Organ im normalen Zustande das Knochenmark, ebenso für die Reptilien und die schwanzlosen Amphibien.

Dagegen sehen wir bei den geschwänzten Amphibien die Milz die hämatopoëtische Thätigkeit übernehmen. Ueber die Fische existiren noch wenige Untersuchungen; nach den bisherigen Befunden ist auch hier die Milz das blutbildende Organ, daneben deuten aber andere Beobachtungen darauf hin, dass auch die Niere eine Bedeutung für die Haematopoësis haben.

Nachdem auf diese überzeugende Art und Weise von Bizzozero die Theilung der kernhaltigen rothen Blutkörperchen erwiesen, nachdem diese Beobachtungen von den namhaftesten Forschern acceptirt sind, ist es mir nicht recht begreiflich, dass diese Thatsachen noch nicht Gemeingut aller Autoren geworden sind. Während über die, ich möchte fast sagen aus der Luft gegriffene Theorie von der Umwandlung der farblosen Blutzellen in farbige mehrere Seiten lange Erörterungen gepflogen werden, werden die Angaben über die Theilungsprocesse der kernhaltigen rothen Blutkörperchen in den neuesten Werken zuweilen gar nicht erwähnt oder man räumt ihnen nur eine untergeordnete Bedeutung ein.

Deshalb scheint es mir nicht unangebracht, durch weitere Untersuchungen die Bizzozero'schen Theorien zu erhärten, und durch immer von Neuem wiederholte Angaben auch diejenigen

von den Autoren zu bewegen, wenn sie nicht so den gemachten Schilderungen Glauben schenken, sich durch eigenen Versuch von den Verhältnissen zu überzeugen, zumal da einige Forscher schon Einiges von den Vorgängen gesehen haben, durch unrichtige Reaktions- und Präparationsmethoden aber zu falschen Schlüssen gekommen sind.

Bevor ich aber zur Schilderung meiner Beobachtungen übergehe, bedarf es noch der Erwägung von einigen Theorien, zu denen andere Autoren, verleitet durch falsche Beobachtungen, ihre Zuflucht genommen haben.

Da ist zunächst die Hayem-Pouchet'sche<sup>1</sup> Theorie, die in einem dritten Formbestandtheil des Blutes, Elementen, die schon seit längerer Zeit unter dem Namen der Körnchenkugeln bekannt waren, die Embryonalanlagen der rothen Blutkörperchen zu finden geglaubt hat.

Diese Richtung sucht also die Entwicklung der rothen Blutkörperchen als unabhängig von den weissen hinzustellen.

Die eigenthümlichen Körperchen, die Hayem für die Bildung der farbigen Blutzellen verantwortlich macht, nennt er Haematoblasten. Da diese Benennung auch von anderen Forschern für andere Elemente in Anwendung gebracht ist, so ist die Verschiedenheit der Deutungen des einen Wortes dazu angethan, einige Confusion zu veranstalten. Ich halte es deshalb an dieser Stelle, wo das Wort Haematoblasten zum ersten Mal erwähnt wird, für angethan, eine Erläuterung beizufügen, aus der hervorgeht, was die verschiedenen Forscher unter dem Begriff verstanden wissen wollen.

Hayem bezeichnet mit dem Worte Haematoblasten, wie aus dem Obigen hervorgeht, kleine farblose Elemente, die früher unter dem Namen der Körnchenkugeln bekannt waren.

Rindfleisch will mit demselben Worte Uebergangsstufen der weissen Blutkörperchen zu den rothen bezeichnen, und Bizzozero nennt gefärbte Zellelemente, die noch nicht die Grösse der erwachsenen Blutkörperchen erreicht haben, Haematoblasten.

Um nun auf die eigentliche Theorie Hayems und Pouchet's zurückzukommen, so verstehen dieselben unter dem Namen Haematoblasten, um dieselben noch specieller zu schildern, nach ihrer

<sup>1</sup> Gazz. méd. 1877 Nr. 47. 1878. Nr. 2 u. 4.

- h. Camp  
dec. 1914

12

te

Beschreibung Gebilde, die den weissen Blutkörperchen sehr ähnlich sind, die einen Kern besitzen und im übrigen folgende Massen<sup>1</sup> gekennzeichnet werden: „Les éléments (hématoblastes) en question se présentent sous la forme de corpuscules pâles grisâtres, à peine granuleux, ayant à peu près le volume des globules blancs petits au moyens. Ils sont le plus souvent fusiformes, quelques-uns sont ovoïdes; mais, en général d'un ovoïde plus allongé, que celui des globules rouges; les plus petits et, en général, les moins nombreux sont arrondis et d'un diamètre inférieur à celui des plus petits globules blancs.“

Aus diesen Elementen lässt Hayem seine rothen Blutkörperchen entstehen, indem sie durch Aufnahme von Haemoglobin und allmählicher Umwandlung ihrer Form nach und nach den erwachsenen Zellen heranreifen. Die Punkte, auf die seine Hypothese stützt, beruhen auf folgenden Beobachtungen:

1. soll die Formähnlichkeit der rothen Blutkörperchen mit den Haematoblasten auf ihre Zusammengehörigkeit deuten,
2. soll ihre chemische Zusammensetzung die gleiche sein, indem sie beide Haemoglobin enthalten.
3. soll ihr Verhalten in pathologischen Zuständen das gleiche sein, indem beide Elemente sich nach Aderlässen vermehren sollen.

Soweit sind die Meinungen von Hayem und Pouchet übereinstimmend; sie gehen auseinander im Betreff der Frage nach dem Urprung der Haematoblasten. Während Hayem dieselben aus dem Protoplasma der farblosen Lymphzellen entstehen lässt, hat Pouchet eine eigene Entwicklungsreihe<sup>2</sup> der Blutkörperchen aufgestellt, als deren erstes Glied sein „Leucocyte type“ figurirt.

Derselbe hat einen runden Kern mit einem Kernkörperchen und einem reducirten cellulären Körper. Dieser kann sich in zwei Richtungen entwickeln

1. zum rothen,
2. zum weissen Blutkörperchen.

In beiden Fällen tritt zunächst Vervielfältigung des Blutkörperchens, dann Furchung ein. Hier kann der Process aufhören, eine Theilung tritt nicht ein, und es entwickeln sich die Kö-

<sup>1</sup> Gazz. méd. 1877. Nr. 47 p. 578.

<sup>2</sup> Gazz. méd. de Paris. 1878. Nr. III. XI. XXVI.

durch Anlagerung von zunächst hyalinen Scheiben an den Enden des Durchmessers zu den rothen Blutzellen. Das sind also die Haematoblasten Hayem's. Entwickelt sich indess der primäre Leucocyt weiter, so entsteht erst ein wurstförmiger Kern, der sich schliesslich in mehrere Kernkörperchen theilt und so die Quelle von neuen primären Leucocyten wird. Wenn wir nun in Betreff auf diese Frage Umschau in der Literatur halten, so finden wir unter den Bizzozzerro'schen Arbeiten<sup>1</sup> einzelne, die sich mit den gleichen Elementen beschäftigen, nur mit dem Unterschied, dass Bizzozzerro, veranlasst durch die Resultate seiner Beobachtungen, den Elementen eine ganz andere Stellung in der Blutphysiologie anwies, als es Hayem gethan hat, und, wie ich glaube, mit vollem Recht.

Nachdem schon seit längerer Zeit von mehreren Seiten Angaben laut geworden waren über einen dritten Formbestandtheil des Blutes — ich erinnere an die Donné'schen Kügelchen, an die Germinal-matter oder Bioplasma-Körnchen von Beale und an die Zimmermann'schen Körperchen — finden sich von M. Schultze<sup>2</sup> wieder nähere Beschreibungen von farblosen Kügelchen im Blute gesunder Individuen. Sie sind unregelmässig gestaltet und finden sich zuweilen zu mehreren hundert angehäuft. Nicht selten haben sie strahlige Fortsätze, doch gehören diese nicht dem Protoplasma an, sondern hängen mit der Gerinnung zusammen. Die Körnchenhaufen werden von den feinen Fäden des gerinnenden Blutes eingeschlossen, sodass Schultze die Ansicht und Vermuthung ausspricht, dass die Gerinnung von jenen Körperchen ausgeht.

Nach Schultze sind noch öfter Arbeiten über den Gegenstand erschienen, soz. B. von Bettelheim<sup>3</sup>, Loshorfer<sup>4</sup>, Nedswetzki<sup>5</sup>. Riess<sup>6</sup> fand die gleichen Körnchenbildungen bei verschiedenen akuten und chronischen Krankheiten, doch glaubte er nicht, dass sie mit der Blutgerinnung in Zusammenhang stehen. Er lässt sie von den weissen Blutkörperchen abstammen.

<sup>1</sup> Bizzozzerro, Arch. f. pathol. Anat. Bd. I. 1865 p. 36. Ders. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1883 Nr. 30.

<sup>2</sup> Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. I. 1865. p. 36.

<sup>3</sup> Wiener med. Presse. Nr. 13.

<sup>4</sup> Arch. f. Dermatologie u. Syphilis. 1872. pag. 115.

<sup>5</sup> Centralbl. für d. medic. Wissenschaft. 1873. pag. 147.

<sup>6</sup> Arch. f. Anat. u. Physiol. 1872. p. 237.

Eine ähnliche Ansicht hat Alex. Schmidt<sup>1</sup>, nach dem die Körnchenbildungen von dem Zerfall der farblosen Blutzellen und der Entfärbung rother Körperchen herrühren.

Osler und Schäfer<sup>2</sup> bringen dagegen die Körnchenbildungen mit der Gegenwart von Bakterien in Zusammenhang.

Ranvier<sup>3</sup> brachte die in Frage stehenden Elemente wieder mit der Blutgerinnung in Verbindung; sie stammen nicht von weissen oder rothen Blutkörperchen, sondern es sollen Faserstofftheilchen sein, die als Gerinnungscentra wirken.

Nach einer längeren Pause folgte dann die Arbeit von Hayem mit der Theorie, die wir oben auseinandergesetzt haben, und deren Resultate durch die später veröffentlichte Arbeit von Bizzozero „Ueber einen neuen Formbestandtheil des Blutes und dessen Rolle bei der Thrombose und der Blutgerinnung“<sup>4</sup> sehr in Frage gestellt werden.

Bizzozero hat durch Beobachtung am Blut im lebenden Gewebe, und zwar benutzte er dazu das Mesenterium von kleinen Kaninchen oder Meerschweinchen, die Anwesenheit von Elementen im Blut als dritten morphologischen Bestandtheil nachgewiesen; und zwar beschreibt er dieselben als „äusserst dünne Plättchen in Gestalt von Scheiben mit parallelen Flächen oder seltener von linsenförmigen Gebilden, rund oder oval, und von 2—3 mal kleinerem Durchmesser als die rothen Blutkörperchen. Sie sind immer farblos und cirkuliren regellos zwischen den anderen Elementen zerstreut, ohne eine Vorliebe für den axialen oder peripherischen Theil des Blutstromes zu verrathen. In der Regel sind sie von einander isolirt; doch nicht selten sieht man sie auch zu grösseren oder kleineren Haufen vereinigt. Dieses ist aber schon ein Anzeichen eingeleiteter Alteration dieser Gebilde.“

Er bezeichnet diesen dritten Formbestandtheil als „Blutplättchen.“

Diese Gebilde können nun auch im ausgetretenen Blut wahrgenommen werden, doch ist hierbei die grösste Eile nothwendig, „weil die Blutplättchen der Säugethiere, und darum handelt es sich hier, sich sehr rasch verändern und nach wenigen Augenblicken

---

<sup>1</sup> Pflüger's Arch. Bd. IX. pag. 356.

<sup>2</sup> Centralbl. f. d. medic. Wissensch. 1873. p. 577.

<sup>3</sup> Gazz. méd. 1873. p. 93—94.

<sup>4</sup> Arch. f. patholog. Anatomie. Bd. XC. 2.



unkenntlich sind.“ Für eine Erörterung, auf welche Weise man solche Präparate anfertigen soll, ist hier nicht der Raum; das nur möge genügen, dass eine mit Methylviolett gefärbte 0,75% Kochsalzlösung diejenige ist, in welcher sich die Gebilde am besten und längsten conserviren lassen. Weitere Versuche Bizzozero's haben nun gelehrt, dass das Zerfallen und Undeutlichwerden nichts Anderes ist, als die Einleitung der Gerinnung, im lebenden Gewebe die der Thrombenbildung. Die einzelnen Versuche hier zu schildern, würde zu weit abführen, jedenfalls sind dieselben so schlagender Art, dass man der Ansicht Bizzozero's unbedingt beipflichten muss. Die Haematoblasten-Theorie Hayem's wird auf diese Weise hinfällig, und dies wird noch klarer, wenn man die Gründe Bizzozero's gegen die drei Punkte Hayem's, mit der er seine Theorie stützen will, sich vor Augen führt.

Nach seiner Ansicht deutet, wie wir schon gesehen haben,

1. die Formähnlichkeit der Haematoblasten mit den rothen Blutkörperchen,
2. ihre gleiche chemische Zusammensetzung,
3. ihr gleiches Verhalten bei anämischen Zuständen — auf ihre Zusammengehörigkeit.

Demgegenüber führt Bizzozero an:

dass ad I. die Form der Hayem'schen Haematoblasten, alias Blutplättchen, nicht die von bikonkaven Scheiben ist; höchstens zeigt sich eine solche in concentrirten Lösungen; in indifferenten haben dieselben parallele oder bikonvexe Oberflächen. Aber auch abgesehen davon möchte es doch gefährlich erscheinen, nur nach der äusseren Gestalt zwei Körper als verwandt oder zusammengehörig zu bezeichnen. Es ist dies ein Criterium, das doch auf zu schwachen Füßen steht, und das bei einer Frage, die noch so im Dunkeln schwebt, und wo es schlagender Beweise bedarf, um irgend ein authentisches Urtheil darüber abgeben zu können, nur argwöhnisch betrachtet werden kann.

Was ad II. die Gleichheit der chemischen Constitution betrifft, so sind die Substanzen, die Hayem als übereinstimmend bei beiden bezeichnet — farblose Substanz und mit Haemoglobin gefärbte — nach Bizzozero himmelweit von einander verschieden. Die farblose Substanz und das Stroma der echten Blutkörperchen bewahrt extravasirt tagelang seine Struktur, die der sog. Haematoblasten gestaltet sich sofort nach dem Austritt aus dem Gefässsystem zu

- R. Camp

200 1914

12

te

Körnchenhaufen um. Ferner besitzen die Hayem'schen Elemente im cirkulirenden Blut nicht die gelbliche Färbung; dieselbe tritt erst später durch Imbibition ein; denn wären sie schon im cirkulirenden Blut gefärbt, so müsste es sehr wunderbar erscheinen, dass sie nicht schon lange beobachtet worden sind; nur ihre Farblosigkeit lässt uns dafür die Erklärung finden.

Schliesslich bestreitet Bizzozero auch die Beweiskräftigkeit des ad III angeführten Punktes, da die Zunahme der Blutplättchen bei Anämien nur ein zufällig dazukommender Befund sein kann, wie dies auch in anderen physiologischen, wie pathologischen Zuständen der Fall ist.

Fragen wir uns noch, woher die Blutplättchen stammen, so fehlt einstweilen die Lösung dieser Frage. Die nächste Vermuthung wäre die, ihre Genese mit den weissen oder rothen Blutkörperchen in Zusammenhang zu bringen. Soviel steht aber fest, als Zerfallsproduct der weissen Blutzellen sind sie nicht aufzufassen, da den Blutplättchen eine typische, feststehende Gestalt eigen ist, Produkte aber der regressiven Metamorphose sich stets als unregelmässige Massen darstellen. Ausserdem differirt auch die chemische Constitution. Wir haben schon oben den Punkt hervorgehoben; die meisten Blutkörperchen behalten ausserhalb der Gefässe noch lange Zeit ihre Form bei, die Blutplättchen dagegen sind in kurzer Zeit zur Unkenntlichkeit umgestaltet.

Soviel über die Hayem-Pouchet'sche Theorie und ihre Unhaltbarkeit.

Es erübrigt noch einige andere Blutbildungstheorien kurz zu erwähnen.

Béchamp und Estor haben eine besondere Ansicht über die Entstehung der rothen Blutkörperchen, sie halten dieselben für ein Aggregat mikroskopischer Organismen.

Wissozky<sup>1</sup> hält das Eosin für ein specifisches Reagenz: er nennt die der Form der gewöhnlichen Blutzellen vorausgehenden Zellformen Haematoblasten, bezeichnet aber damit mit Kernen versehene Gebilde ohne bestimmte Begrenzung, aus deren Strängen sich die embryonalen Blutzellen frei machen, d. h. rothe und weisse Blutkörperchen. Die Unterscheidung, ob diese frei gewordenen Stücke rothe oder weisse Blutkörperchen sind, geschieht durch

---

<sup>1</sup> Arch. f. mikrosk. Anat. XIII.

Färbung mit Eosin, wodurch die weissen Zellen nicht gefärbt werden.

Einige andere Angaben über die Genese der rothen Blutzellen sind noch vorhanden, die sich zum grossen Theil aber auf pathologische Processe beziehen. So hat Heitler im Alveolarepithel, Schäfer im subkutanen Zellgewebe von Ratten, Stricker in dem entzündeten Gewebe der Cornea, und Heitzmann im entzündeten Muskel rothe Blutkörperchen entstehen sehen. Brighton will sogar die Umwandlung von Sarkomzellen in rothe Blutzellen beobachtet haben.

In wie weit diese Angaben verbürgt sind, darüber erlaube ich mir kein Urtheil. Nur der Vollständigkeit wegen glaubte ich, diese Angaben erwähnen zu müssen.

Dies sind im Allgemeinen die mehr und minder wichtigen Theorien, die bisher über die Blutbildung bei Menschen und Wirbelthieren aufgestellt sind. Die Schilderungen, die meistens nur den Grundgedanken und die Hauptpunkte der einzelnen Lehren hervorheben, mögen genügen, um den der Frage fernstehenden Leser in die Details des Gebietes über die Blutbildung einzuführen.

Ich komme nun zu dem Haupttheil meiner Arbeit, die es sich zur Aufgabe gemacht hat, neue Beiträge zu der Kerntheilungslehre der rothen Blutkörperchen bei Amphibien zu liefern, da die bisher über den Gegenstand gemachten Untersuchungen nicht so umfassend gewesen sind, dass es sich nicht der Mühe lohnte, denselben Punkt noch einmal zu beleuchten. Wenn nun auch Bizzozero<sup>1</sup> in seiner neuesten Arbeit über den Blutbildungsprocess bei Wirbelthieren in ausgedehnter Weise die Verhältnisse bespricht, über die ich mich im Folgenden zu verbreiten gedenke, so bin ich doch überzeugt gewesen, in sofern einigen Nutzen gestiftet zu haben, als ich durch eingehende Beobachtungen die Bizzozero'schen Theorien bestätigt habe, was um so weniger unnütz erscheint, als bei der immerhin stattlichen Zahl der Bizzozero'schen Gegner ein Hinweis auf die unumstössliche Richtigkeit der

<sup>1</sup> Bizzozero, Arch. f. pathol. Anat. XCV. Hft. 1.



von ihm aufgestellten Thatsachen zur Bekräftigung und Verbreitung dieser Lehre von der Blutbildung von einigem Nutzen sein kann.

Da diese Untersuchungen nichts weiter, als eine Prüfung der Bizzozero'schen Beobachtungen sein sollen, so habe ich mich nothwendiger Weise in der Art und Weise meiner Untersuchungen streng nach den Vorschriften gerichtet, die Bizzozero in der oben erwähnten Broschüre giebt; denn nur auf diese Weise konnte ich dem Vorwurfe entgehen, im Fall meine Untersuchungen andere Resultate ergaben, als die Bizzozero'schen, dass ich ungenau zu Werke gegangen wäre.

Die Thiersorten, die ich zur Untersuchung benutzt habe, sind von den geschwänzten Amphibien *Triton cristatus*, und von den ungeschwänzten *Rana esculenta* und *temporaria* gewesen. Gern hätte ich noch meine Beobachtungen auf einige Exemplare von *Axolotl* ausgedehnt, doch war mir leider das Material dazu nicht zugänglich. An die Untersuchungen über die Blutbildungen beim Frosch habe ich noch gleiche bei Froschlarven angeschlossen.

Ich habe mich mit dem Triton und Frosch begnügt, weil mir einerseits das Material von diesen in beliebig grosser Quantität zur Verfügung stand, und weil ich es andererseits für genügend befand, an einem Vertreter aus jeder Thierart den Modus der Blutbildung zu demonstrieren, da man wohl annehmen kann, dass sich die Resultate auch für die übrigen Thiere jeder Species verallgemeinern lassen.

Die Zahl der Tritonen und Frösche, die ich untersucht habe, ist eine ziemlich grosse gewesen; da ich aber, nachdem mir die Methode der Untersuchung geläufig geworden war, bei den späteren Beobachtungen stets die gleichen Resultate erzielte, so lohnte es sich nicht der Mühe, die Zahl der Versuchsthiere auf eine besondere Höhe zu bringen, sondern sobald ich die Ueberzeugung gewonnen hatte, dass weitere Beobachtungen nichts Neues mehr liefern könnten, brach ich dieselben ab. Ich habe demnach von Tritonen ungefähr 20, vom Frosch ungefähr 15 und von Froschlarven 5—6 Exemplare untersucht.

Der physiologische Zustand, in dem sich die Thiere befanden, war verschieden und zwar kam ein Theil der Objekte direkt nach dem Einfangen zur Untersuchung, ein Theil wurde erst dazu benutzt, nachdem sie einige Zeit in Gefangenschaft unter normalen äusseren Verhältnissen, besonders was die Nahrung und den

Aufenthalt betrifft, zugebracht hatten. Schliesslich mussten einige Thiere eine Carenz-Zeit von vier Wochen durchmachen, bevor sie zur Untersuchung kamen.

Als ein möglichst günstiger Umstand für die körperliche Beschaffenheit meiner Versuchsthiere muss es bezeichnet werden, dass ich meine Untersuchungen in den Monaten Mai und Juni angestellt habe, eine Jahreszeit, in der der körperliche Zustand der betreffenden Thierarten sich unzweifelhaft auf der höchsten Höhe befindet; eine Thatsache, die auch dadurch bewiesen wurde, dass sich die Individuen noch mitten in der Zeugungsperiode befanden. Die Männchen besaßen noch sämmtlich ihre breiten Kämme, während die Weibchen mehr oder weniger ausgebildete Eier in sich beherbergten. Wie sich die Blutverhältnisse bei den einzelnen Individuen gestalteten, davon weiter unten.

Meine Aufmerksamkeit richtete ich auf das cirkulirende Blut, die Milz, das Knochenmark und das Leberblut und zwar untersuchte ich die Theile stets frisch, entweder dem lebenden Thier oder dem soeben getödteten entnommen. Musste ich zur Untersuchung der Milz und des Knochenmarkes das Thier zuvor tödten, so wurden die Theile, während ich Blut aus denselben untersuchte, in die Bauchhöhle des Thieres resp. unter die Rückenhaut reponirt und auf diese Weise vor Verdunstung geschützt.

Das Blut, das ich untersuchte, war nur in wenigen Fällen unverdünnt, meistens habe ich Kochsalzlösungen hinzugesetzt, und zwar nach der Vorschrift von Bizzozero zu dem Blut von Triton 0,35%  $\text{ClNa}$ -Lösung und zu dem vom Frosch 0,6%. Ausserdem habe ich auch die Färbung der Blutkörperchen mit Methylviolett in Anwendung gebracht und zwar hauptsächlich bei Tritonen, weil nach meiner Meinung bei diesen die Untersuchung dadurch erleichtert wurde.

Ich habe die Färbung in der Weise bewerkstelligt, dass ich zunächst die vorgeschriebene 1% wässrige Methylviolett-Lösung bereitete. Davon fertigte ich mir täglich zu jeder neuen Beobachtungsreihe eine verdünnte Methylviolett-Kochsalzlösung an und zwar in der Weise, dass ich zu 12 Tropfen von der betreffenden Kochsalzlösung 1 Tropfen obiger Methylviolett-Lösung hinzusetzte. Mit dieser Letzteren wurden die einzelnen Präparate gefärbt, und zwar liess ich dieselbe nicht, wie Bizzozero, vom Rande des Deckgläschens her zufließen, sondern ich setzte sie gleich bei der An-

- H. Camp  
2. 1914

12

te

fertigung des Präparates hinzu. Die Menge, die ich zu der Färbung eines Präparates gebrauchte, variierte zwischen 1 — 2 Tropfen, wie sie am Glasstab hängen, doch sei bemerkt, dass ich vor der Färbung das zu untersuchende Blut erst durch eine gleiche Menge von ungefärbter Kochsalzlösung verdünnt hatte, weil ich die Bemerkung machte, dass das Blut sehr leicht coagulirte, sobald ich es unvermischt zu färben versuchte, was für die mikroskopische Untersuchung sehr lästig war, da alsdann die Blutkörperchen zu grossen Haufen zusammengeballt waren, und auf diese Weise das einzelne der genauen Beobachtung entging. Fand aber vor der Färbung eine Verdünnung mit einfacher Kochsalzlösung statt, so befanden sich die Blutkörperchen sehr schön einzeln in der Flüssigkeit suspendirt.

Die Tinktion, die man auf diese Weise erreicht, ist eine ausserordentlich schöne. Es färben sich ausschliesslich die Kerne, das Protoplasma bleibt ungefärbt, nur bei einzelnen jungen Formen der rothen Blutzellen hat es den Anschein, als ob auch das Letztere gefärbt würde, und daher eine grünliche Färbung der Zelle resultirte, doch beruht dies auf einer Täuschung; ich werde Gelegenheit nehmen, weiter unten noch genauer auf diese Verhältnisse einzugehen.

Ganz vortrefflich eignet sich die Färbung für die Blutkörperchen bei Triton, weil bei ihm durch das Methylviolett die Kerntheilungsfiguren ganz besonders deutlich hervortreten. Beim Frosch erreicht man durch die Färbung nicht viel, da die Kerntheilungsformen der Kleinheit der Elemente wegen auch auf diese Weise nicht zur Anschauung kommen. Es bedarf in diesem Falle anderer Mittel. Die Färbung der ruhenden Kerne hat aber keine grosse Bedeutung, da dieselben auch ungefärbt ganz deutlich zu sehen sind.

Irgend welchen schädlichen Einfluss der Methylviolett-Kochsalzlösung auf die Gesamtkonstitution der rothen Blutzellen habe ich, wie auch Bizzozero, nicht entdecken können; dieselben halten sich Stunden lang unverändert in derselben. Nach Bizzozero soll nun ausser der Färbung noch Essigsäure zum Präparat hinzugesetzt werden, und zwar hält er eine 0,5 % für am besten geeignet. Doch möchte ich gleich hier bemerken, was ich im speciellen Theile weiter ausführen werde, dass dieser Essigsäurezusatz absolut nicht erforderlich ist, um die Kerntheilungen bei Triton zu Gesicht zu bekommen. Da Bizzozero der Ansicht ist, dass

die Färbung der rothen Blutkörperchen „bei Triton und anderen geschwänzten Amphibien nicht genügt, um die in Caryokinesis befindlichen Kerne sichtbar zu machen“, so möchte ich dies demnach in Abrede stellen.

Mir ist gerade beim Triton der Nachweis der Kerntheilungsfigur nach vorangegangener Färbung stets möglich gewesen.

Etwas Anderes ist es beim Frosch. Hier ist Essigsäure unbedingt nothwendig zur Deutlichmachung des in Theilung begriffenen Kernes.

Benutzen wir aber dieses Hilfsmittel, so wird eine Färbung mit Methylviolett ganz unnöthig, wie ich überhaupt beim Frosch den Zusatz von Farbstoffen für vollständig indifferent halte.

Zwei Unannehmlichkeiten hat noch der Zusatz von Essigsäure. Die erste besteht darin, dass in einzelnen Fällen sehr bald nach der Einwirkung des Reagenz eine Entfärbung der rothen Blutkörperchen eintritt, und auf diese Weise jeglicher Unterschied zwischen weissen und rothen Zellen wegfällt. Auch mir sind auf diese Art einzelne werthvolle Befunde verloren gegangen, weil ich nach vollständiger Entfärbung nicht mehr entscheiden konnte, ob das betreffende Blutkörperchen, das ich zur Beobachtung eingestellt hatte, zu den rothen oder weissen gehörte. Die einzige Abhilfe dafür ist die Schnelligkeit der Untersuchung, die in den Fällen zum Ziele führt, wo die Zahl der Theilformen so gross ist, dass man nicht lange darnach zu suchen braucht. Sind dieselben aber selten, und muss man erst Minuten lang ein Gesichtsfeld nach dem andern durchmustern, bevor man ein in Theilung begriffenes Körperchen einstellt, so ist zuweilen schon genügende Zeit verstrichen, um eine Entfärbung der rothen Blutzellen herbeizuführen.

Ein zweiter Uebelstand beim Zusatz von Essigsäure zu den Präparaten, der nach Bizzozero vom Rande aus vor sich gehen soll, beruht in der ausserordentlichen Beweglichkeit der zu untersuchenden Objekte. Der leiseste Hauch vom Munde des Beobachters genügt, um eine Fluxion in dem Präparat hervorzurufen, geschweige denn, wenn die Essigsäure vom Rande her sich unter das Deckgläschen ergiesst. Die durch den Strom veranlassten Bewegungen sind so ergiebig, dass bei der Kleinheit des durch die Stärke der Vergrösserung bedingten Gesichtsfeldes an ein Folgen durch Verschieben des Objektträgers nicht zu denken ist. Auch

12

auf diese Weise geht dann manche schöne Beobachtung verloren. Ich habe es darum in manchen Fällen vorgezogen, wenn ich mit Essigsäure untersuchen wollte, dieselbe, wie den Farbstoff, sofort bei Anfertigung des Präparates zuzusetzen.

Um noch schliesslich die Vergrösserungen zu erwähnen, so habe ich meine sämtlichen Untersuchungen mit Hartnack'schen Instrumenten unternommen und zwar als Okulare Nr. 3 und 4 benutzt, als Objektive die Systeme 4, 7 und 8. Bizzozero hat nur mit Immersionsystemen gearbeitet; auch mir standen solche zur Verfügung, doch habe ich dieselben nicht in Gebrauch gezogen, weil einerseits meine Befunde an Deutlichkeit Nichts zu wünschen übrig liessen, andererseits weil ich glaubte, dass bei der empfindlichen Natur der Objekte die Anrichtung der Immersion zu viel Zeit in Anspruch nehmen dürfte.

Ich habe nun überzugehen zu den bei meinen Untersuchungen erzielten Resultaten und zwar beginne ich mit meinen am Blute des Triton angestellten Versuchen.

Ich werde meine Schilderungen in zwei Abteilungen bringen; in der ersten werde ich über die Resultate von den Thieren berichten, die nach einer Gefangenschaft von wenigen Stunden bis 2 oder 3 Tagen zur Beobachtung kamen, und in der zweiten von den Thieren, die ich erst untersucht habe, nachdem sie 4 Wochen gehungert hatten.

Jede dieser Abtheilungen zerfällt wieder in die Resultate über die Untersuchungen

1. am frisch aus der Ader gelassenen Blut, und
2. am Blut aus Milz, Knochenmark und Leber.

Die untersuchten Thiere waren sowohl männlichen, wie weiblichen Geschlechts; die Zusammensetzung ihres Blutes unterschied sich jedoch in keiner Weise.

Die Grösse der Thiere schwankte durchschnittlich zwischen 4 und 9 cm, von der Nasenspitze bis zur Ansatzstelle des Schwanzes gerechnet.

Die Resultate von frisch gefangenen Tritonen und solcher die nur wenige Tage gefangen gehalten waren, sind so gut wie identisch. Was das frisch aus der Ader gelassene Blut betrifft so habe ich dasselbe im eigenen Menstruum, in Kochsalzlösung mit Methylviolett gefärbt und unter Essigsäurezusatz untersucht. Um die Blutkörperchen vor Insultirung durch Druck zu bewahren

stütze ich das möglichst dünne Deckgläschen auf einer Seite durch einen Streifen in Kochsalzlösung getränkten Postpapiers. Die Resultate sind von diesen Untersuchungsmethoden unabhängig. Man beobachtet:

1. eine grosse Zahl rother erwachsener Blutkörperchen von bekannter Grösse und ovaler Figur mit grossem, deutlich sichtbarem Kern,
2. farblose Blutkörperchen in spärlicher Anzahl, einige davon von etwas ungewöhnlicher Grösse,
3. kleine gefärbte Zellen. Ihre Grösse variirt. Ein Theil ist nur  $\frac{1}{3}$ , ein Theil  $\frac{1}{2}$  so gross, als ein erwachsenes rothes Blutkörperchen; es kommen aber auch grössere vor. Die Gestalt ist meistens kugelförmig, doch finden sich auch Uebergänge zur ovalen Form, ja an einzelnen Präparaten überwiegt die Zahl der kleinen ovalen Zellen über die runden. Das Protoplasma ist von gleicher Farbe, als das der grossen rothen Blutzellen, die Intensität des Farbestoffs scheint jedoch mit der Menge der protoplasmatischen Masse in Zusammenhang zu stehen. Man beobachtet nämlich Zellen, deren Kern nur von einem dünnen Saume von Protoplasma umgeben ist. Diese Zellen sind es, bei denen das Letztere besonders dunkel ist. Je grösser aber die Zellen werden und je mehr, im Zusammenhang damit, der Zelleib zunimmt, blässelt auch allmählich die Farbe desselben zu der gewöhnlichen der erwachsenen rothen Blutkörperchen ab.

Der Kern der Zellen ist ungewöhnlich gross und dunkelgranulirt, sodass zuweilen der kleine Streifen von Protoplasma kaum sichtbar ist. Deutlicher werden die Verhältnisse nach erfolgter Färbung mit Methylviolett durch den Kontrast der Farben.

Derartige Zellen, wie ich sie soeben geschildert habe, finden sich nun in Präparaten vom circulirenden Blut bei Triton in nicht besonders grosser Menge. Der Befund ist freilich verschieden; doch kann man es wohl als feststehend betrachten, dass man an frischen Thieren bei einer Vergrösserung von Hartnack, System 7 in jedem Gesichtsfeld 1 oder 2 solche Zellen vorfindet. Um ungefähr eine Vorstellung von dem Verhältniss der erwachsenen rothen zu den kleinen gefärbten zu geben, habe ich mich der Mühe unterzogen, und von 200 Gesichtsfeldern im Durchschnitt die Verhältnisszahlen festgestellt. Dieselben stellen sich so, dass

S. C.  
cc. 191

12

te



auf 60 erwachsene rothe Blutzellen im circulirenden Blut eine kleine kommt.

Ich hätte nun noch einen Befund zu erwähnen. Derselbe betrifft das stellenweise Vorkommen von gefärbten Zellen, die keine Spur von einem Kerne zeigen, auch nicht auf Zusatz von Essigsäure. Der Grösse nach erreichen sie kaum die Hälfte der erwachsenen; das Protoplasma ist bei beiden gleichartig. Da wir später noch öfter den Gebilden begegnen werden, so behalte ich mir die Discussion über dieselben vor.

Soviel über das Blut aus dem Gefässsystem von Triton cristatus.

Wir kommen nun zu den Befunden an der Milz.

Die Präparate wurden in der Weise hergestellt, dass ich sofort nach der Tödtung des Thieres die Milz durch einen Längsschnitt im linken Hypochondrium blosslegte, mittelst einer Scheere ein Stück von derselben abtrug und dasselbe in einem Tropfen der oben erwähnten Kochsalzlösung zerzupfte. Die Milz wurde dann in die Bauchhöhle reponirt, um sie für spätere Präparate vor dem Eintrocknen zu schützen.

Ich zerzupfte nun das Milzstückchen so lange, bis der Tropfen Flüssigkeit, in der es sich befand, leicht röthlich gefärbt war, setzte alsdann unter stetem Umrühren 1 bis 2 Tropfen von der obigen Methylviolett-Kochsalzlösung hinzu und brachte, nachdem ich wieder das Deckgläschen durch einen kleinen Streifen in Kochsalzlösung getränkten Briefpapiers gestützt hatte, das Präparat zur Beobachtung. In einer gewissen Zahl von Fällen habe ich die Färbung unterlassen.

Die Verhältnisse, die sich im Allgemeinen darboten, waren die folgenden:

Die erwachsenen rothen Blutkörperchen zeigten keine Abweichung an Zahl, Grösse und Gestalt von denen der vorigen Präparate; vielleicht möchte ich für einzelne Präparate ihre Anzahl als vermindert bezeichnen, doch ist es auch möglich, dass die Verminderung im Vergleich zu der grossen Zahl anderer zelliger Elemente nur scheinbar gewesen ist.

Ein bei weitem grösseres Interesse hatte für mich in diesen Präparaten die andere Art der gefärbten Elemente, einerseits weil dieselben in der ganzen Lehre von der Blutbildung Ausschlag gebend und somit auch für diese Arbeit als Mittelpunkt zu betrachten sind, andererseits aber weil sie durch die Vielseitigkeit

ihrer Formen und ihres Baues in hohem Masse die Beobachtung auf sich lenken.

Wir müssen aus dem letzten Grunde die Beschreibung derselben in verschiedene Abtheilungen bringen. Wir unterscheiden:

1. kleine runde, farbige Zellen, mit grossem deutlichem, in Ruhe befindlichem Kern,

2. Zellen, die die vorigen an Grösse übertreffen; dieselben sind diffus trübe und gelblich gefärbt, ohne dass sie einen Kern erkennen lassen; setzt man Methylviolett hinzu, so erfolgt ebenfalls eine weitere Färbung, die, vermischt mit dem Haemoglobinfarbstoff, dem Körperchen einen grünlichen Schimmer verleiht. Während bei den unter 1 angeführten Zellen der Zusatz von Farbstoff durch die Färbung des Kernes den Letzteren deutlicher hervortreten lässt, hat bei diesen Elementen die Tinktion in dieser Beziehung gar keinen Einfluss.

3. unterscheiden wir farbige Zellen, die in ihrer Aequatorialebene eine mehr oder minder ausgeprägte Einschnürung an sich tragen. Ueber das Verhalten des Kernes bei denselben weiter unten.

4. sehen wir wieder die kernlosen, gefärbten Elemente, deren wir oben Erwähnung gethan haben; dieselben sind aber selten.

Die kleinen runden Zellen sind zu identificiren mit denen, die wir bei der Schilderung der Verhältnisse im circulirenden Blut erwähnt haben. Auch hier variirt die Menge des Protoplasmas in ziemlicher Ausdehnung, ebenso die Intensität der Färbung desselben. Auffallend ist die Erscheinung, die man an einzelnen von diesen Elementen macht; es gelingt nämlich zuweilen Körper einzustellen, die ihre Gestalt verändern, bald hierhin, bald dorthin Ausläufer entsenden, die sie aber kurz darauf wieder einziehen. Es sind dies wahrscheinlich amöboide Bewegungen, da ich stets mit Oel die Präparate eingeschlossen habe, mithin diese Erscheinung kein Product der Verdunstung sein kann. An eine andere Leichenerscheinung, die diese Gestaltsveränderung representiren könnte, ist auch nicht zu denken. Wir kommen später noch einmal darauf zu sprechen.

Die unter 2. erwähnten diffus hellgelb tingirten Zellen mögen dem ungeübten Beobachter und dem, der nicht weiter in die Natur der Elemente eindringt, auf den ersten Blick farbigen kernlosen Zellen gleichen. Doch gestalten sich die Verhältnisse sofort anders sobald man geeignete Behandlungsmethoden bei den Körperchen

12



anwendet. Im Anfang, sobald man noch nicht weiss, womit man es zu thun hat, genügt die einfache Färbung mit Methylviolet nicht; setzt man aber Essigsäure zum Präparat, nachdem man eines von den fraglichen Blutkörperchen eingestellt hat, so geht unter den Augen des Beobachters eine wunderschöne Metamorphose innerhalb der Zellen vor sich. Leider ist es ausserordentlich schwierig, wie ich schon im allgemeinen Theil zu erwähnen Gelegenheit hatte, den Zutritt der Essigsäure so langsam stattfinden zu lassen, dass durch den heftigen Strom die eingestellte Blutzelle nicht weggeschwemmt wird. Gelingt dies aber, was ja bei einiger Ausdauer und Uebung nicht allzu selten vorkommt, so erhält man ein Resultat, das in die Frage der Blutbildung ein helles Licht wirft.

Wir sehen nämlich, der Einwirkung der Essigsäure entsprechend, eine allmähliche Aufhellung der Zelle; doch ist dieselbe nicht allgemein, wie vorher die Trübung war, sondern in der Mitte erscheint eine mehr oder weniger deutliche Kernfigur, die sich am Schluss der Einwirkung ganz marquant abhebt. In allen von mir beobachteten Fällen zeigten sich die betreffenden Blutkörperchen entweder in dem Stadium der Knäuelform oder noch häufiger in dem der Sternform. Die Zeichnungen waren ausserordentlich scharf und bis aufs Kleinste übereinstimmend mit den Abbildungen, wie sie Flemming für die Kerntheilungen angiebt. Die Haemoglobinfärbung verschwand je nach der Concentration in mehr oder weniger kurzer Zeit aus der ganzen Zelle.

Es ist mir nun später in einzelnen Fällen gelungen, im Gegensatz zu Bizzozero diese Theilformen zu Gesicht zu bekommen, auch ohne dass ich Essigsäure in Anwendung brachte. Natürlich waren die Gebilde nicht im Entferntesten so deutlich, doch genügte die Zeichnung, um auf das Bestimmteste sagen zu können, dass man es mit einer Kerntheilung im Stadium der Sternform resp. Knäuelform zu thun hatte. Ich hatte dabei den Vortheil, das Präparat noch längere Zeit zur Durchmusterung benutzen zu können, während die mit Essigsäure bereiteten zu weiteren Beobachtungen der entfärbenden Wirkung der ersteren wegen nicht mehr tauglich waren.

Was die Anzahl dieser Zellformen betrifft, so waren sie in keinem Präparat sehr häufig; kamen auf 6—10 durchmusterte Gesichtsfelder eine solche Zelle, so konnte man ihr Auftreten schon als zahlreich bezeichnen. In einzelnen Fällen waren sie nur sehr

spärlich; es liessen sich dann im ganzen Präparat nur zwei oder drei auffinden.

Es reihen sich nun hieran andere farbige Blutkörperchen, die streng genommen hier nicht her gehören, weil sie nicht die eigenthümliche grünliche Verfärbung, wie die vorigen an den Tag legen, die sich aber als das nächste Stadium im Kerntheilungsprocess der Sternform am passendsten anzureihen. Fasst man nämlich mit Flemming die Sternform als den Culminationspunkt in dem ganzen Kerntheilungsprocesse auf, so folgt als erster Uebergang der beginnenden Theilung auf das Stadium der Sternform das der sich polarwärts lagernden Stäbchen, nach Eberth das Stadium der durch die Aequatorialplatte getrennten „Faserkörbe.“

Repräsentanten dieser Periode der Karyokinesis sind die Zellen, die ich jetzt im Auge habe.

Wir sehen in den Präparaten von der Milz des Triton nicht selten derartige Zellen und zwar diese ausserordentlich schön nach voraufgeganger Färbung ohne Zusatz von Essigsäure.

Es sind dies rundliche oder längliche Zellen von der halben Grösse der erwachsenen rothen Blutkörperchen und darüber mit deutlich gelblichem Protoplasma. Dasselbe tingirt sich im Gegensatz zu den vorigen Zellen also nicht mit Methylviolett. In diesen Zelleib eingelagert liegen mit ihrem Vereinigungspunkt an den beiden Polen gelagert zwei Faserkörbe von der bekannten Gestalt, leicht blau tingirt; sie heben sich auf diese Weise ausserordentlich gut von dem Protoplasma ab. Setzt man Essigsäure zu dem Präparat, so treten sie natürlich noch deutlicher hervor; doch ist diese Manipulation nicht nothwendig zum Nachweis der Gebilde. Im Gegentheil, es ist mir gelungen, die Faserkörbe nachzuweisen an Blutkörperchen, die nicht einmal gefärbt waren. Dass ich mich hierbei nicht getäuscht habe, habe ich durch späteren Zusatz von Essigsäure bewiesen; jedenfalls möchte ich dies als Zusatz zu den Bizzozero'schen Beobachtungen hinzufügen, dass es zur Inspection dieser Verhältnisse für normale Thiere keines Reagens bedarf, sei es, dass ich bei meinen Beobachtungen besonders begünstigt gewesen bin, sei es, dass Bizzozero in seinem Material kein Glück gehabt hat.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Ich möchte bei dieser Gelegenheit, zugleich in Bezug auf die früheren und folgenden Beobachtungen, bemerken, dass von vornherein jeglicher Ver-

- H. Cerny  
1914

12

te

Es erübrigt noch, dass ich über die letzte wichtige Form von Blutzellen aus der Milz von Triton cristatus referire, über die mit äquatorialer Einschnürung versehenen Blutkörperchen.

Dieselben representiren sich einerseits als etwas plumpe, leicht bisquitförmige, hämoglobinhaltige Körper, andererseits erscheinen sie durch eine tiefere Einschnürung schlanker, in einer nicht geringen Zahl von Fällen sieht man die beiden Abtheilungen nur durch einen mehr oder weniger dünnen Faden zusammenhängen, ja oft hat man Gelegenheit, zwei dicht neben einander liegende Zellen zu beobachten, zwischen denen keine Verbindung besteht, die aber mit den einander zugewandten Flächen derartig abgeplattet sind, dass man daraus schliessen kann, sie haben noch vor Kurzem in Zusammenhang gestanden. Auf den ersten Blick scheint der Inhalt dieser Zellen homogen, etwas intensiver gefärbt, wie der der reifen Blutkörperchen. Bei sehr aufmerksamer Betrachtung sieht man durch denselben einige feine Längsstreifen schimmern, die polarwärts convergiren. Zur Beobachtung dieser Verhältnisse ist eine Färbung oder ein Zusatz von Essigsäure absolut nicht von Nöthen, im Gegentheil wird dadurch sofort das Leben der Zelle vernichtet, und die weiteren Vorgänge, die ich im Folgenden zu schildern gedenke, werden sistirt.

Nimmt man sich nämlich die genügende Zeit, so bietet die Beobachtung der weiteren Vorgänge an den eingeschnürten Zellen die schönste Belohnung. Werden die Letzteren nämlich durch keine äusseren Einflüsse in ihren Funktionen geschädigt, was z. B. geschehen würde, wenn sie nicht durch Oeleinschluss vor Verdunstung geschützt würden, so sieht man dieselbe Zelle alle die Stadien durchlaufen, die ich soeben, als an verschiedenen Zellen beobachtet, beschrieben habe.

Stellt man von einem ungefärbten Präparat eine Zelle mit einer schon mehr ausgeprägten Einschnürung ein, und wartet fünf Minuten zu, so wird alsbald die Einschnürung tiefer, und ihr entsprechend zeigt sich im Aequator ein Streifen feiner Körnchen,

---

dacht auszuschliessen ist, dass ich bei der Anfertigung der Präparate unsauber zu Werke gegangen und auf diese Weise, ohne dass ich davon etwas gemerkt hätte, Essigsäure zu den Präparaten hinzugekommen sei. Alles, was mit der Säure in Berührung gewesen war, wurde nach dem Gebrauche stets sorgfältig einer Reinigung unterzogen.

etwas deutlicher, wie vordem, aber immer noch etwas verwaschen erscheinen in jeder Hälfte einige glänzende Fasern oder Streifen, welche polarwärts convergiren und eine deutlich gezeichnete Figur eines Faserkorbes darstellen. Nach Verlauf von einer Reihe von Minuten sind die beiden Hälften bis auf eine ganz schmale Brücke getrennt; bei gefärbten Präparaten erscheint dieselbe blassblau im Gegensatz zu den intensiv blau gefärbten Zellhälften.

Schliesslich vollzieht sich die Trennung in der ganzen Ausdehnung, und zugleich nimmt die Deutlichkeit der Fadenfigur zu. Weitere Beobachtungen habe ich nicht anstellen können, da die getheilten Zellen in ihrem äusseren Ansehen stationär blieben. Was die Zeit anbetrifft, in der sich die Theilungen vollziehen, so variiert dieselbe sehr je nach dem Stadium, in welchem man die Zellen zur Beobachtung bekommt.

Im Durchschnitt bedurfte es einer Zeit von 35 Minuten bis zur vollständigen Theilung einer Zelle, die im Anfang mit seichter Einschnürung zur Beobachtung gelangte. In einem Falle nahm dieselbe  $2\frac{1}{4}$ , in einem anderen  $\frac{1}{4}$  Stunde in Anspruch.

Nach meiner Meinung hängt dies mit dem Blutbedarf einerseits zusammen, andererseits mit der umgebenden Temperatur, wie ja auch Bizzozero bei erwärmtem Objektisch schnellere Theilungen erzielte. Ein weiterer Umstand, der viel dazu beiträgt, dass unter dem Mikroskop die Theilungen langsamer vor sich gehen, beruht darin, dass sich hier die Zelle in absoluter Ruhe und ausserdem in einem differenzirten Medium befindet, und die ganze Kraft, die sie zur Theilung nothwendig hat, aus sich heraus produciren muss, während das lebende Blut im Körper durch die stete Bewegung, in der es sich befindet, ein mechanisches Moment schafft, durch welches die beiden Theile gezogen und gezerrt, schliesslich aus einander gerissen werden.

Was die Häufigkeit dieser in Theilung begriffenen Körperchen anbetrifft, so war das Ergebnis bei den einzelnen Thieren ganz verschieden. Gefehlt haben sie in keinem Präparat; im günstigsten Falle konnte man im Durchschnitt auf das Gesichtsfeld 1 oder 2 Theilungsformen rechnen. Diese relative Spärlichkeit des Vorkommens erklärt sich ganz leicht aus der Schnelligkeit, mit der der Theilungsprocess der Blutkörperchen verläuft; ausserdem ist es aber wahrscheinlich, wie ich noch unten weiter ausführen werde, dass sich die Vermehrung der rothen Blutzellen durch Theilung

nicht unter allen Umständen in gleicher Anzahl vollzieht, sondern dass periodenweise je nach äusseren Einflüssen oder physiologischen Zuständen dieselbe bald schneller bald langsamer stattfindet. Dementsprechend ist es dem Zufall anheimgegeben, ob man gerade ein Thier zur Untersuchung bekommt, bei dem der Blutbildungsprocess in vollem Gange ist, oder bei dem derselbe gerade cessirt; allein hiervon dürfte die Verschiedenheit der Resultate häufig abhängig sein, die man bei den Untersuchungen zu konstatiren hat. Was die vierte Art der kernlosen Zellen anbetrifft, so verweise ich auf die spätere Auseinandersetzung.

Wir wären somit am Ende unserer Besprechungen über die Elemente des Blutes in der Milz von Triton cristatus. Nur noch Eines wollte ich erwähnen.

Die weissen Blutkörperchen sind in den Präparaten der Milz vermehrt; jedoch bieten sie in keiner Weise bemerkenswerthe Erscheinungen dar, so dass ich mich veranlasst fühle, zumal der Gegenstand ausserhalb unserer speciellen Betrachtungen steht, mit diesen wenigen Worten über diese Verhältnisse hinwegzugehen.

Ich habe es nun ferner versucht, auch das Knochenmark von Triton in die Reihe meiner Beobachtungen zu ziehen; allein dasselbe ist bei der Kleinheit der Extremitäten-Knochen in so spärlicher Menge vorhanden, dass ich trotz sorgfältigster Präparation dasselbe nur in ganz seltenen Fällen untersuchen konnte. Da nun aber auch die Resultate, die ich dabei erzielte, ganz indifferent waren, und kein Befund darauf hindeutete, dass wir bei diesem Thier in dem Knochenmark ein hämatopoetisches Organ von irgend welcher Bedeutung zu suchen hätten, so unterlasse ich einen specielleren Bericht. Derselbe würde auch nichts Nennenswerthes zur Aufklärung der Blutbildungsfrage beitragen können.

Das aus der Leber entnommene Blut entsprach vollkommen der Zusammensetzung des in den Gefässen cirkulirenden Blutes, was nicht wunderbar sein kann, da die blutbildende Thätigkeit der Leber im extrauterinen Leben mindestens keine grosse Rolle spielt.

Meiner Exposition im Anfang dieses Theiles gemäss folgt nun die Besprechung der Blutverhältnisse bei den Tritonen, die eine längere Zeit in der Gefangenschaft zugebracht haben und somit auch bei denen, die ich 4 Wochen habe hungern lassen.

Ich kann mich hierbei sehr kurz fassen; denn die Elemente, deren hier Erwähnung zu thun ist, sind vollständig identisch mit allen Denen, die ich im vorigen Theil einzeln des Genaueren beschrieben habe.

Ein Unterschied beruht nur in den quantitativen Verhältnissen.

Werden die Thiere gut gefüttert, so hat selbst eine längere Gefangenschaft gar keinen nennenswerthen Einfluss auf ihre Blutkonstitution, und selbst die Tritonen, die erst nach vierwöchentlichem Hungern zur Untersuchung kamen, wiesen alle Formen auf, die man bei den frisch eingefangenen Exemplaren findet. Natürlich sind sämtliche Zellarten in verminderter Menge vorhanden; zuweilen muss man sogar sehr lange nach Theilungen suchen, doch sind dieselben als vorhanden zu verzeichnen. Eine Zelltheilung ging in 20 Minuten vor sich. Erwähnen will ich noch, dass die Thiere während der Gefangenschaft in sehr geräumigen Gefässen aufbewahrt wurden.

Meine Untersuchungen am Blute des Frosches gingen in derselben Weise vor sich, wie ich es im vorigen Theil vom Triton des Ausführlicheren besprochen habe, jedoch sind die specielleren Strukturverhältnisse hier nicht so deutlich, wie bei Triton, weil wir es mit kleineren Elementen zu thun haben. Die Frösche kamen zum Theil sofort, nachdem sie eingefangen waren, zur Untersuchung, zum Theil konnten dieselben erst am 2, 3. oder 4. Tage untersucht werden, weil es einerseits nicht möglich war, die Menge des Materials so schnell zu bewältigen, andererseits aber, weil es von Interesse war, zu beobachten, ob und in welcher Weise die Thiere durch einen solchen Wechsel der äusseren Verhältnisse beeinflusst wurden. Wie ich unten beweisen werde, waren schon nach diesen wenigen Tagen Veränderungen vorhanden, so dass ich es nicht für nöthig hielt, einige Exemplare, wie ich es bei Triton gethan habe, längere Zeit hungern zu lassen. Die Grösse der untersuchten Frösche variierte bedeutend. Die Grössten massen von der Nasenspitze bis zum Steiss 15—16 cm. Die Kleinsten 3—4 cm.

Die Reihe der Untersuchungen erfolgte wieder in derselben Weise, wie bei Triton cristatus. Zuerst wurde cirkulirendes durch Amputation von Zehen gewonnen; hatten einzelne Thiere dadurch einen grösseren Blutverlust erlitten, so wurden sie, als nicht mehr

R. Com

cc. 191

12

te



unter normalen physiologischen Bedingungen befindlich, zu keinen weiteren Untersuchungen verwendet.

Alsdann wurde das Blut aus der zerzupften Milz untersucht.

Das Knochenmark wurde in der Weise gewonnen, dass ich das femur aus dem Oberschenkel herauspräparierte, dasselbe von allen anhaftenden Gewebspartien sorgfältig reinigte, alsdann mittelst eines Skalpells eine Längsspaltung desselben vornahm, und auf diese Weise bequem das Mark mit einer Pincette isoliren konnte.

Nachdem ich dasselbe in indifferenter Flüssigkeit zerzupft hatte, entfernte ich, wie oben bei der Milz die festen Gewebsmassen aus dem Präparat, sobald dasselbe eine genügende röthliche Färbung angenommen hatte.

Auch bei diesen Untersuchungen habe ich mich eng an die Bizzozero'schen Vorschriften angeschlossen und als indifferente Flüssigkeit eine 0,6 proc. Kochsalzlösung benutzt. Wie schon oben erwähnt, habe ich beim Froschblut fast gar keine Färbungen der Blutkörperchen unternommen, weil mir das Präparat dadurch nicht an Deutlichkeit zu gewinnen schien. Wohl aber musste ich für die Inspektion der feinern Strukturverhältnisse, besonders der Kerntheilungsfiguren Essigsäure zu Hilfe nehmen; ohne dieselbe ist es mir nicht gelungen, caryokinetische Figuren nachzuweisen.

Die frisch eingefangenen Frösche, mochten sie nun gross oder klein sein, zeigten ungefähr gleiche Blutverhältnisse.

Das cirkulirende Blut bestand fast ausschliesslich aus den bekannten reifen grossen rothen Blutzellen, dieselben sind oval und tragen einen deutlichen Kern.

Viel seltener als bei Triton sind die kleinen farbigen Zellen. Während ich dort wohl in jedem Gesichtsfeld ein solches zu erblicken Gelegenheit hatte, musste ich beim Frosch 6, 7 und mehr Gesichtsfelder durchmustern, bevor ich auf ein solches stiess. Dieselben sind auch nicht sämmtlich kugelig oder elliptisch, sondern ein Theil ist von spindelförmiger Gestalt mit unregelmässig gezackten Kontouren. Wir begegnen denselben noch einmal bei der Betrachtung des Knochenmarkes. Einen Kern haben zwar beide Arten von Zellen; doch variirt zuweilen die Färbung des Protoplasmas, indem die runden nicht selten einen grünlich schimmernden Zellleib tragen, ist er bei den zackig-spindelförmigen Körperchen röthlich-gelblich, ebenso wie bei den reifen Blutkörperchen.

Hier und da, wenn auch recht selten, erblickt man auch im cirkulirenden Blut eine mit einer Einschnürung versehenen Zelle.

Aehnlich gestalten sich die Verhältnisse in den Präparaten von der Milz. Es fehlen die Theilungsformen, selbstredend finden sich die meisten Blutzellen bedeutend vermehrt, die rothen Blutkörperchen dagegen grosse und kleine sind in gleichem Verhältniss, wie im cirkulirenden Blut vorhanden. In einzelnen Fällen dürften die kleinen zackigen Zellen als vermehrt bezeichnet werden. Dieser Befund deutet schon darauf hin, dass wir die Stätte der Blutbildung beim Frosch in einem andern Organ suchen müssen, und dass bei diesem Thier die Milz in der Haematopoësis mindestens eine untergeordnete Rolle spielt.

Wir erhalten hierüber sofort Klarheit, wenn wir einige Präparate vom Knochenmark in Augenschein genommen haben.

Die reifen rothen Blutkörperchen erscheinen vermindert und treten im Verhältniss zu den andern zelligen Elementen in den Hintergrund.

Von den Letzteren gehört die grösste Mehrzahl den Markzellen und den farblosen Blutkörperchen an, doch nehmen dieselben unser Interesse nicht in Anspruch.

Wir beschäftigen uns vielmehr wieder mit den gefärbten Elementen. Dieselben sind in den vorliegenden Präparaten äusserst zahlreich, und zwar scheiden sie sich wieder in solche mit gleichmässig gestalteten, glatten und runden Contouren und solche, die eine spindelförmige und zackige Gestalt an sich tragen. Während aber die runden Formen sämtlich deutlich kernhaltig sind, kann man in vielen Fällen an den zackigen Zellen keinen Kern unterscheiden. Dies ist freilich nur so lange der Fall, als man ohne Reagentien untersucht; bei Anwendung von Essigsäure erscheint auch bei den spindelförmigen Zellen ein Kern. Das übrige Aeussere presentirt sich ebenso, wie ich es weiter oben im cirkulirenden Blute geschildert habe.

Es sei mir an diesem Orte erspart, Ausführliches über den Zusammenhang dieser beiden Zellenarten zu sagen; nur so viel sei erwähnt, dass die Verschiedenheit der Formen, die bald mehr an die runden erinnern, bald durch eine geringere Unregelmässigkeit der Gestalt als Vorstufen der Gezackten auftreten, darauf hindeuten, dass es zwischen den beiden exquisit ausgeprägten Arten Zellen giebt, die als Uebergangsstufen zu bezeichnen sind.

ex. 19

12

ex. 12



Schliesslich sind es wieder die farbigen Zellen, die wegen der deutlich ausgeprägter Einschnürungen im hohen Masse unser Interesse auf sich ziehen. Sind sie es doch, die bei der Entscheidung der vorliegenden Frage die ausschlaggebende Antwort zu liefern, am meisten befugt sind.

Der äussere Habitus, dem die in Theilung begriffenen Zellen beim Frosch darbieten, weicht insofern von den Verhältnissen beim Triton ab, als die Elemente kleiner und intensiver gefärbt erscheinen; und während bei jenen ohne jegliches Reagenz, wie auch nur mässig deutlich, die Kerntheilungsfiguren, und zwar in diesem Falle die Faserkörbe, deutlich hervortreten, will dies beim Frosch trotz angewandeter Färbung nicht gelingen. Selbst der Beobachter, wie Bizzozero, spricht sich über die karyokinetischen Verhältnisse bei den Blutkörperchen von *Rana* in seiner neuesten Arbeit nicht aus, ein Zeichen, dass ihm die Beobachtungen darüber fehlen, oder nicht genügend beweisend erscheinen.

Auch ich hatte zuerst in dieser Beziehung vollständig negative Resultate und zwar weil ich stets die Essigsäure auf schon gefärbte Körperchen in Anwendung brachte. Diese Untersuchungen brachten mich keinen Schritt weiter. Erst als ich Essigsäure auf die ungefärbten Blutzellen einwirken liess, gelang es mir, auch an den in Theilung begriffenen Blutkörperchen des Frosches die Karoykinese nachzuweisen. Die Bilder sind weit schwieriger zu sehen, als beim Triton, weil die Blutelemente in der Bizzozeroschen 0,5 % Essigsäurelösung energisch schrumpfen; ich war daher nur 0,25 % an und nach einigem Suchen hatte ich Gelegenheit, die schönsten Theilungsformen nachzuweisen. Diese zeichnen sich dadurch aus, dass sich der Haemoglobin-Farbstoff aus dem Protoplasma in die Kernfigur hineinzieht. Im Uebereinstimmenden bieten sie das allbekannte Bild dar.

Betrachtet man ein in Theilung begriffenes Blutkörperchen in indifferenten Flüssigkeit ohne Zusatz eines Reagenz, so vollzieht sich unter dem Auge des Beobachters alsbald die vollständige Theilung, wie wir es oben bei Triton cristatus beschrieben haben. Auch die Dauer der Theilung ist eine entsprechend lange. Blutzellen, die ich betrachtet habe, gebrauchten  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  Stunden bis zur gänzlichen Theilung bei einer Zimmertemperatur von 18° C.

Einen Punkt möchte ich noch erwähnen, in dem ich mit Bizzozero nicht übereinstimme. Derselbe sagt über den

lungsvorgang der rothen Blutzellen bei Frosch auf pag. 11 der betreffenden Arbeit<sup>1</sup> folgendes: „während diese Gebilde bei anderen Thieren eine regelmässige, erst runde, dann ovale Form zeigen, dann eine ovale mit äquatorialer Einschnürung, welche allmählich tiefer wird,“ sind beim Frosch „die Contourlinien buchtig, winklig, die Oberfläche zeigt unregelmässige Falten, die Elemente mit äquatorialer Einschnürung gleichen einem nicht ganz angefüllten, gegen die Mitte mit einem Stricke zusammengeschnürten Sack.“ Er spricht dann weiter aus, dass diese Gebilde nicht als Kunstproducte anzusehen seien, da sie nicht nur bei jeder Concentration der Zusatzflüssigkeit, sondern auch im cirkulirenden Blut am Schwanz von Froschlarven in derselben Gestalt beobachtet werden konnten.

Hiermit stimmen meine Beobachtungen nicht überein.

Wenn auch nicht in allen beobachteten Fällen die beiden Tochterzellen gleichmässig rund waren, sondern gemäss der fortwährend wechselnden Gestalt, die auch hier zu verzeichnen ist, einmal oval, dann wieder mehr eckig sind, hin und wieder sogar einen kleinen Ausläufer trugen, so waren sie doch an ihrem Endstadium sämtlich als rund zu bezeichnen, zeigten jedenfalls niemals die exorbitante Unregelmässigkeit, wie sie Bizzozero angiebt.

Vom Leberblut des Frosches ist nur das zu sagen, dass es dieselben Elemente in gleicher Gestalt und Anzahl darbietet, als das cirkulirende Blut.

Dies sind im Durchschnitt die Resultate meiner Blutuntersuchungen, wie man sie an frisch eingefangenen Fröschen erhält; ich will nicht sagen, dass sie nun bei jedem Thier gleich günstig sind, sondern die Verhältnisse schwanken zwischen verschiedenen Grenzen, aus Gründen, die aller Wahrscheinlichkeit nach auf denselben Ursachen, wie ich sie oben beim Triton angeführt habe, beruhen.

Lässt man nun die Frösche einige Tage in Gefangenschaft, bevor man sie zu den Untersuchungen heranzieht, so werden die Verhältnisse ganz andere. Mögen meine Versuche vielleicht aus Zufall derartige Resultate gegeben haben; nach dem, was ich gesehen habe, sind die Frösche ausserordentlich empfindlich der Gefangenschaft gegenüber. Bizzozero giebt zwar etwas Aehn-

<sup>1</sup> Bizzozero, Arch. f. pathol. Anatom. XCV. Hft. I.



liches an, doch ist der Unterschied nicht so auffallend gewesen, als ich ihn erhalten habe.

Vielleicht hat der Umstand zu den Resultaten beigetragen, dass ich durch die äusseren Verhältnisse gezwungen war, die Frösche in kleineren Gefässen zu halten, in welchen sie sich entschieden nicht wohl fühlten, was sie dadurch zu erkennen gaben, dass sie sich durch unaufhörliche Fluchtversuche abmühten.

Brachte ich nämlich die frisch gefangenen Frösche nicht am ersten, spätestens am zweiten Tage zur Untersuchung, so war mir in einzelnen Fällen nur mit vieler Mühe möglich, Zelltheilungen nachzuweisen, obgleich ich die Präparationsmethoden in gleicher Weise angewendet habe. Der Befund, den ich an solchen Thieren machte, bestand, abgesehen von den gewöhnlichen Formen der erwachsenen rothen und weissen Blutzellen, in vereinzelt vorhandenen Zellen. Zwei- oder dreimal waren noch am 4. Tage in Thierkörpern begriffene Körperchen mit karyokinetischen Figuren nachzuweisen.

Ich will dieses Resultat nicht für beweiskräftig halten, da ich von solchen Thieren nur 7 oder 8 untersucht habe; hätte ich vielleicht die Musse genommen und hätte meine Untersuchungen in dieser Beziehung fortgesetzt, so wäre ich möglicherweise zu anderen Resultaten gekommen. Trotzdem möchte ich die Behauptung aufstellen, dass die Frösche gegen die Gefangenschaft viel empfindlicher sind als *Triton cristatus*.

Die letzte Reihe meiner Beobachtungen umfasste eine Anzahl von Fröschlarven. Sie massen von der Nasenspitze bis zur Ansatzstelle des Schwanzes 3,0—3,5 cm. Auch sie wurden mehrere Tage in einem grösseren Wasserbehälter aufbewahrt, ehe ich sie untersuchte; doch glaube ich, dass die äusseren Verhältnisse, denen sie die wenigen Tage der Gefangenschaft verbrachten, den natürlichen entsprachen. Es befanden sich nämlich in dem grossen Wasserbehälter auch reichlich Wasserpflanzen und Aeschen.

Die Untersuchung erstreckte sich, abgesehen von einem Präparat einer Milz, ausschliesslich auf das Blut aus dem Circulationssystem. Dasselbe wurde durch Abtragung des Schwanzendes erhalten.

Der Befund entsprach, was die Qualität betrifft, so ziemlich dem bei erwachsenen Fröschen, dagegen waren die quantitativen Verhältnisse bei den Larven andere. Die erwachsenen Körperchen sind dieselben. Die kleinen gefärbten Zellen sind

regelmässig zackig, bald mehr rund, bald mehr an die Spindelform heranreichend; ihre Anzahl ist bedeutend erhöht im Vergleich mit der bei erwachsenen Fröschen. In der Mehrzahl der Präparate sind gleichviel grosse erwachsene Blutzellen vorhanden, als kleine. In einem Falle, wo ich zur Probe und zur ungefähren Veranschaulichung eine Zählung veranstaltete, kamen auf 19 kleine Blutzellen 55 erwachsene.

Nicht weniger zahlreich sind die Theilungen der rothen Blutzellen. Dieselben representiren sich in derselben Weise, wie beim erwachsenen Frosch. Die Zeit, in der sich die vollständige Trennung der Tochterzellen vollzieht, ist dieselbe wie bei ausgewachsenen Thieren. Die eine Beobachtung, die ich in dieser Beziehung angestellt habe, erzielte das Resultat von 42 Minuten bei einer Temperatur von  $16,5^{\circ}$  R. im Zimmer. Schliesslich müsste ich noch das eine Milzpräparat besprechen. Das Organ ist bei den Larven ausserordentlich zierlich, sodass man dasselbe vollständig zu einem Präparat benutzen muss. Die Ergebnisse waren wenig oder gar nicht hervorstechend von dem, was wir soeben über die Blutpräparate auseinandergesetzt haben, sodass diese wenigen Worte darüber genügen mögen.

Wollen wir in Kurzem ein Gesamtergebniss über die Blutverhältnisse bei erwachsenen und embryonalen Fröschen zusammenstellen, so sind die Eigenschaften der Elemente bei beiden die gleichen; der Unterschied nur besteht, dass bei den Larven die kleinen Zellen sich bedeutend vermehrt finden.

Wir wären somit am Ende unserer Untersuchungen und es liegt mir nun die Aufgabe ob, die erhaltenen Resultate zu erläutern, resp. den einzelnen zelligen Elementen entwicklungsgeschichtlich den zukommenden Platz anzuweisen.

Es ist zu diesem Zweck nicht nöthig, dass wir *Triton cristatus* und *Rana esculenta* gesondert betrachten, da sich bei beiden die Blutbildung, abgesehen von einzelnen kleinen Differenzen, unter ein Schema bringen lässt.

Ein Hauptunterschied ist freilich von Anfang an noch zu konstatiren. Beim *Triton* ist hauptsächlich die Milz das hämatopoëtische Organ, während beim Frosch das Knochenmark in hervorragender Weise diese Stelle einnimmt.

Die Produkte dieser Blutbildung sind nun bei beiden Thieren sehr ähnlich. Wir unterscheiden sowohl hier wie dort die ge-

12

wöhnlichen grossen rothen Blutzellen und die kleinen farbigen Elemente. Unzweifelhaft sind die Letzteren als Vorstufen der ausgewachsenen Blutkörperchen anzusehen, da man leicht allerorten Uebergangsformen zwischen beiden Arten nachweisen kann. Ziel war nun noch den Umstand in unsere Betrachtung, dass einerseits rothe Blutkörperchen mit in Karyokinese befindlichem Kern, andererseits die Theilungen der Blutzellen mit eigenen Ausläufern unter dem Mikroskope verfolgt haben, so haben wir den ganzen Blutbildungsprocess klar vor Augen liegen.

Die kleinen hämoglobinhaltigen Zellen mit dem grossen runden Kern haben eine zweifache Bestimmung, einerseits erzeugen sie durch Theilung neue Blutelemente, andererseits sind sie die Vorläufer für die erwachsenen Blutkörperchen. Wir finden hier bei Triton und Rana den Unterschied, dass bei Ersterem die Umwandlung der jungen Blutzellen in erwachsene durch Grössenwachsthum und allmähliche Umgestaltung in ein Ellipsoid vor sich geht, während beim Frosch die Zellen, die dazu bestimmt sind, spindelförmige erwachsene Blutkörperchen darzustellen, sich eine Zeit lang die Gestalt der spindelförmigen gezackten Elemente presentiren.

Während wir somit bei Triton cristatus die im Blut vorkommenden zelligen, gefärbten Elementen eintheilen:

1. in embryonale Zellen, dargestellt durch die kleinen, runden Blutkörperchen mit dem grossen granulirten Kern und dem geringen Protoplasmagehalt,

2. in Jugendformen, die durch Zunahme des Protoplasmas allmähliches Elliptischwerden schon an die erwachsenen erinnern und schliesslich

3. in die erwachsenen rothen Blutkörperchen, müssen wir beim Frosch eine vierte Abtheilung von Zellen einschieben, für die ich den Namen Uebergangsformen vorschlagen würde, und die ihrer Genese nach auf die Jugendformen folgen. Hier sind aber die Uebergangsformen, die zwar, wie eigentlich schon dem Namen zu entnehmen ist, noch kleiner sind als die reifen Blutzellen, die aber durch gleichmässige ellipsoide Form und die glatten Ränder denselben schon sehr ähnlich werden. Jugendformen werden dagegen von den spindelförmigen, gezackten Zellen gebildet. Warum diese rothen Blutkörperchen erst solche Umwandlung durchmachen, ist nicht recht zu begründen und widerspricht auch den Erfahrungen, die man an anderen T

klassen gemacht hat, indem bisher von keiner Seite auf solche Formen aufmerksam gemacht ist; vielleicht ist ein Zusammenhang dieser unregelmässigen Zellen aufzufinden mit dem, was Bizzozero über den Theilungsvorgang bei Fröschen berichtet; nach seiner Ansicht sollen ja die sich theilenden Zellen von unregelmässiger, gezackter Gestalt sein.

Mag dem nun sein, wie es will, jedenfalls ist die Thatsache der Theilung der rothen Blutkörperchen bei Triton und Rana durch Karyokinesis als unumstösslich feststehend anzusehen, was zu beweisen die Hauptaufgabe meiner Arbeit war.

Gedenken wir nun noch einer Zellart, die uns bei allen unseren Präparaten aufgefallen war, und deren Erläuterung ich mir bis auf diese Stelle aufgespart habe: ich meine die gefärbten kernlosen Zellen. Nach meiner Ansicht haben wir es hier mit nichts Anderem, als mit Kunstprodukten zu thun. Denn da wir es normaler Weise bei den vorliegenden beiden Thierarten nur mit gekernnten rothen Blutzellen zu thun haben, so ist es widersinnig, die Anwesenheit dieser wenigen kernlosen Zellen auf eine andere Weise zu erklären. Neumann benutzt den Befund, um den Anhängern der Rindfleisch'schen Theorie von der Blutbildung der ungekernten rothen Zellen bei Säugethieren aus den gekernnten durch Ausstossung des Kernes durch den vorliegenden Befund die Irrigkeit ihrer Hypothese zu beweisen. Er sagt: ebenso gut wie die Anwesenheit der kernlosen, farbigen Blutkörperchen bei Fröschen nur zufällig und unnatürlich ist, und „die Trennung von Kern und Schale sicher kein physiologisches Phänomen ist“, so soll auch bei den Säugethieren der Vorgang ein künstlicher sein.

Eine zufällige Beobachtung hat diese Ansicht in mir gestärkt. Unter Anderen fand ich in einem Präparat die kernlosen, farbigen Blutkörperchen in übermässig grosser Anzahl vor. Ich war über den Befund höchst verwundert, bis ich schliesslich bei der Durchmusterung des Präparates quer in demselben ein ziemlich langes Wollfädchen fand, das zu dem eigenthümlichen Befund die Veranlassung gegeben hatte. Da das Präparat nämlich zu viel Flüssigkeit umfasste, liess ich einen Theil davon durch Fliesspapier absaugen. Dies veranlasste eine bedeutende Strömung im Präparat, die gerade in querer Richtung den Wollfaden traf; an ihm stiessen sich nun die Blutzellen und wurden durch die mechanische Gewalt theilweise in Stücke gerissen; durch die Elasticität des Proto-

E. Can  
cc. 191

12

te

plasmas aber nahmen die Fragmente wieder eine runde Gestalt an und imponirten so als kernlose farbige Zellen. Auf der Seite von der die Strömung ausgegangen war, fanden sich keine solchen Bildungen vor.

Aehnliche Verhältnisse können nun nicht allein bei der Fertigstellung jedes Präparates, sondern auch innerhalb der Gefäße stattfinden, wenn die Blutkörperchen durch den Blutstrom an Theilungsstellen der Gefäße gegen die mittlere vorstehende Wand geworfen und gedrückt werden. Man kann sogar solche Vorgänge unter dem Mikroskope beobachten.

Soviel über diesen Befund.

Ich könnte nun noch viel über die Ansichten verschiedener Forscher sprechen, die zwar die Anwesenheit der jungen farbigen Blutkörperchen zugeben, die aber in ihnen nicht die Vorstufen der erwachsenen Blutzellen, sondern, wie Pouchet, Markzweig oder weisse Blutkörperchen sahen, welche in einer Haemoglobin-Entartung begriffen sind. Derartige Hypothesen zurückzuweisen ist nicht schwer, wenn man daran erinnert, dass an diesen Kömern Theilungen beobachtet werden können, was doch Producte der progressiven Metamorphose gewiss nicht thun; dass ferner identische Zellen während des embryonalen Lebens die einzigen Vorstufen der rothen Blutkörperchen sind, und dass sich schliesslich Uebergänge von ihnen zu den reifen gewöhnlichen Blutzellen nachweisen lassen.

Und wie steht es nun, nachdem wir uns am Ende unserer Erörterungen befinden, mit der Frage nach der Abstammung der rothen Blutkörperchen von den farblosen Zellen? Wir stehen hier noch immer einer Hypothese gegenüber, während wir durch Beobachtungen untrügliche Resultate gegeben haben. Deshalb ist die erste und ursprüngliche Annahme zu verwerfen, wie Bizzozero vielleicht geneigt ist, halte ich nicht für richtig. Im Gegentheil ist es nach meiner Meinung am natürlichsten, einen doppelten Modus für die Bildung der gekernten hämoglobinhaltigen Zellen in die Physiologie des Blutes einzuführen. Dies gilt besonders für den Ursprung der ersten kernhaltigen rothen Zellen, aber auch für die weitere Blutbildung während des ganzen extrauterinen Lebens.

Wenn Bizzozero sagt, dass zur embryonalen Zeit, die Blutbildung dem Knochenmark übertragen wird, und wo man

den gewöhnlichen kernlosen einige kernhaltige vorfindet, dass „diese Letzteren, indem sie an den frühesten Bildungsstätten des Knochenmarkes zurückgehalten bleiben und sich daselbst vermehren, die ersten medullären Bildungsheerde der rothen Körperchen abgeben,“ so halte ich diese Annahme für etwas gekünstelt.

Ebenso sind Bizzozero's Gründe, die er gegen die Umwandlung der weissen Blutkörperchen in's Feld führt, insofern nicht beweiskräftig, als mit der Aufnahme von Haemoglobin eine derartige Umwandlung des Protoplasmas vor sich gehen kann, dass die Lebensäusserungen der Zelle in eine ganz andere Bahn dadurch gelenkt werden. Bizzozero stellt dagegen die rothen und farblosen Blutkörperchen sammt ihren gänzlich verschiedenen Eigenschaften schroff gegenüber, er sagt, dass das Protoplasma der rothen Blutkörperchen nie körnig sei, sondern homogen; dass die lebhaft Contraktilität der farblosen Zellen nie an den rothen beobachtet sei, was ich nebenbei nach dem oben Gesagten, wenigstens für die jungen Zellen, in Zweifel ziehen möchte.

Schliesslich führt er noch an, dass die rothen Blutkörperchen in concentrirten Lösungen schrumpfen, die weissen nur etwas kleiner werden.

Können sich aber, wie die Imbition der farblosen Zellen mit Farbestoff eine neu erworbene Eigenschaft ist, die übrigen sich nicht auch verändern?

Während in dieser Weise auf der einen Seite Bizzozero seine Ansicht vertheidigt und nach Möglichkeit in jeder Beziehung durchzuführen sucht, was, wie wir sehen, seine Bedenken hat, so scheint es mir noch gewagter, wenn trotz so vieler ausführlicher Berichte über die Kern- und Zelltheilungen der rothen Blutkörperchen Männer der Wissenschaft nicht von der Ansicht ablassen, dass die rothen Blutkörperchen einzig und allein aus den farblosen sich bilden. Dass dies noch der Fall ist, beweist die die vor nicht langer Zeit erschienene Arbeit von Feuerstack „Ueber die Entwicklung der rothen Blutkörperchen.“ In derselben bespricht der Verfasser ausführlicher seine Untersuchungen und deren Resultate über den Gegenstand und verbreitet sich des Längeren über die ganze Blutbildungsfrage. Ich vermisse es daher in der Arbeit, dass von der Bizzozero'schen Theorie nichts weiter erwähnt wird, als was drei Zeilen umfassen. Ich dünkte, eine solche wichtige Entdeckung wäre wohl werth, dass man ihrer

cc. 19

12



in grösserer Ausdehnung Erwähnung thut. Möge man sich auf gegnerischer Seite verhalten, wie man will, die That-  
sache steht fest, dass die rothen Blutkörperchen sich durch Theil-  
vermehrung, was nach meiner Meinung nicht ausschliesst, dass  
gleichzeitig eine Umwandlung von farblosen Zellen zu gefärb-  
ten stattfinden kann. Solange wenigstens keine Gegenbeweise  
gebracht werden, ist kein Grund vorhanden, die Hypothese  
rückzuweisen.

---

Zum Schluss ist es mir eine angenehme Pflicht, H.  
Professor Eberth für die Unterstützung, die mir bei der  
Vervollständigung meiner Arbeit so überaus bereitwillig von ihm  
Theil geworden ist, meinen aufrichtigsten Dank darzubringen.

---

## Lebenslauf.

---

Ich, Friedrich Wilhelm Aly, wurde als Sohn des Gross-Kaufmanns Eduard Aly und dessen Frau Auguste geb. Huhn am 25. Juli 1860 zu Magdeburg geboren.

Im Jahre 1868 wurde ich in die Vorklasse des dortigen Königlichen Dom-Gymnasiums aufgenommen und bestand auf der gleichen Anstalt zu Ostern 1880 das Abiturienten-Examen.

Ich bezog nun auf ein Semester die Universität Heidelberg, nachdem ich mir zum Studium die Medicin ausgewählt hatte. Im zweiten Semester siedelte ich nach Strassburg i. Els. über, wo ich anderthalb Jahre verblieb und wo ich im dritten Semester der ersten Hälfte meiner Militairpflicht beim 2. Niederschlesischen Inf.-Reg. Nr. 47 genügte. Zu Ostern 1882 setzte ich meine Studien in Halle fort und bin daselbst, nachdem ich im Sommer desselben Jahres das Tentamen physicum bestanden hatte, seitdem als Praktikant in den Kliniken und der Poliklinik thätig gewesen. Am 31. Juli 1884 absolvirte ich das Examen rigorosum.

Während meiner Studienzeit besuchte ich die Kliniken und Vorlesungen folgender Herren Professoren und Docenten:

In Heidelberg: Bunsen-Excellenz, Quincke, Pfitzer, Ruge.

In Strassburg: Fittig, Goltz, Hoppe-Seyler, Kossel, Schmidt, Waldeyer.

In Halle: Ackermann, Eberth, Gräfe, Harnack, Hitzig, Küssner, Oberst, Olshausen, Pott, Schwarz, Seeligmüller, Volkmann, Weber, Welcker.

Diesen meinen verehrten Lehrern sage ich meinen wärmsten Dank.

---

H. Camp  
Dec. 1914

12

te

## THESEN.

---

### I.

Die Vermehrung der rothen Blutkörperchen durch Theilung und zwar auf dem Wege der Karyokinesis, ist eine unbestreitbare Thatsache.

### II.

In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft wird das Fruchtwasser zum grossen Theil vom Fötus geliefert.

### III.

Im asphyctischen Stadium der Cholera ist die Salzwasser-Infusion indicirt.

---

121 286

Rebel - Henry's Amphib.

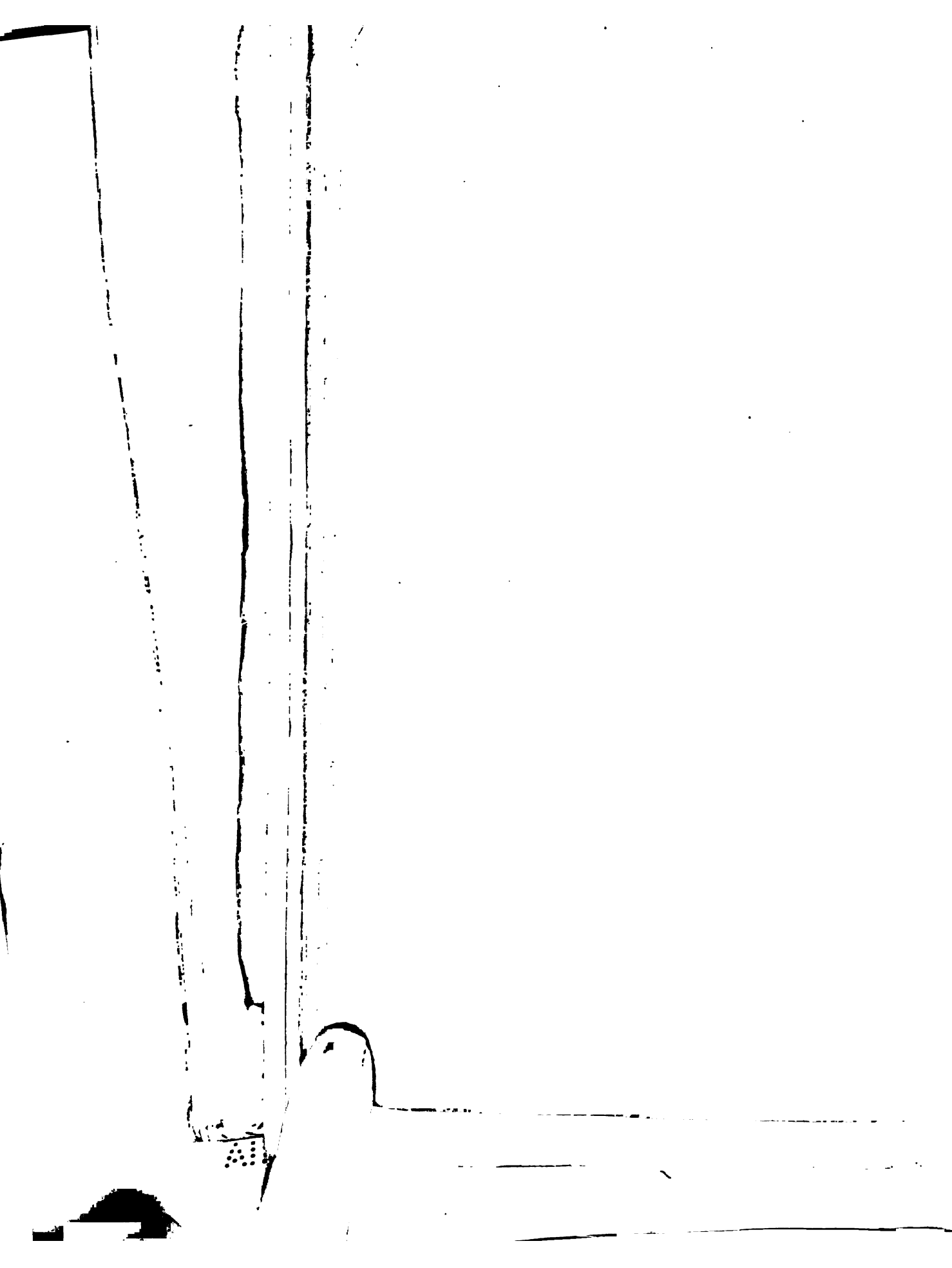
1886

H. Camp

Dec. 1914

12

te



# Über die Bildung des Herzens der Amphibien.

Von

**Carl Rabl.**

---

*(Aus dem deutschen anatomischen Institute in Prag.)*

---

Mit Tafel XV, XVI und 2 Holzschnitten.

Über die ersten Entwicklungsvorgänge des Herzens der Amphibien liegen aus neuerer Zeit nur wenige Angaben vor. Die wichtigsten sind diejenigen OELLACHER's<sup>1</sup> über die Entwicklung des Herzens von Bufo und GOETTE's<sup>2</sup> über die Entwicklung des Herzens von Bombinator<sup>3</sup>.

Beide Forscher behandeln also die Herzentwicklung der Urodelen. Über die Herzentwicklung der Urodelen, welche, anscheinend nach, die primitiveren Verhältnisse darbieten, liegen

---

<sup>1</sup> JOSEF OELLACHER, Über die erste Entwicklung des Herzens und der Pericardial- oder Herzhöhle bei Bufo cinereus. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. VII, 1871.

<sup>2</sup> ALEXANDER GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875. Derselbe, Unters. über die Entwickl. des Bombinator igneus. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. V. 1869. pag. 112—114.

<sup>3</sup> Außerdem ist in neuester Zeit noch eine Abhandlung von ALFRED BLASCHEK (Untersuchung über Herz, Pericard, Endocard und Pericardialhöhle) in den von S. SCHENK herausgegebenen »Mittheilungen des embryologischen Instituts in Wien« 1885 erschienen. Sie soll aber hier keine Berücksichtigung finden. BLASCHEK's Angaben stehen nicht bloß mit denjenigen GOETTE's, sondern auch mit meinen eigenen, hier mitgetheilten in offenem Widerspruch.

her keine Untersuchungen vor. Auch sind seit der Publikation jener Arbeiten, namentlich in Folge der Untersuchungen BALFOUR's, MARSHALL's und VAN WIJHE's über die Entwicklung der Selachier, so viele neue Fragen aufgetaucht und so viele neue Gesichtspunkte eröffnet worden, dass eine erneute Untersuchung der Herzentwicklung der Amphibien und vor Allem der bisher vernachlässigten Urodelen wünschenswerth erscheinen dürfte.

Ich habe meine Beobachtungen hauptsächlich an den Embryonen von *Salamandra maculosa* angestellt und nur für spätere Stadien auch Embryonen von *Triton taeniatus* und *Salamandra atra* herangezogen. Die Embryonen von *Salamandra maculosa* bieten, wie mir scheint, in so fern ein lehrreiches Material, als die hier vorliegenden Verhältnisse wegen der relativ großen Menge des Nahrungsdotters eine natürliche und ungezwungene Erklärung der complicirten Vorgänge der Herzbildung bei den Knochenfischen, Vögeln und Säugethieren zu geben vermögen.

Die Embryonen wurden, zumeist in der Wärme, in  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ °iger Platinchloridlösung fixirt und dann langsam in Alkohol erhärtet. Ich kann diese Methode, die ich auch an den Embryonen von Reptilien, Vögeln und Säugethieren vielfach erprobt habe, wärmstens empfehlen. In der Platinchloridlösung bleiben die Embryonen je nach ihrer Größe 3—24 Stunden, werden dann gut in Wasser ausgewaschen und kommen schließlich in schwachen und darauf langsam in starken Alkohol. Sodann wurden sie in querer, sagittaler und horizontaler Richtung in Serien zerlegt und die Schnitte auf den Objektträgern gefärbt. Natürlich wurden nur lückenlose Serien zur Untersuchung verwendet.

Des besseren Verständnisses wegen will ich ein paar Bemerkungen über die von mir gebrauchte Nomenclatur vorausschicken. Unter »dorsalem Coelom« verstehe ich die Höhle der Somite (BALFOUR) oder Segmentplatten (GOETTE), Bezeichnungen an Stelle des Wortes »Urwirbel«; unter »ventralem Coelom« verstehe ich die Höhle, welche von den Seitenplatten (REMAK) begrenzt wird; die Ausdrücke »Mandibularhöhle, Hyoidhöhle, Höhle der Kiemenbogen« gebrauche ich in demselben Sinne, wie VAN WIJHE, und verstehe also darunter nur das ventrale Coelom der betreffenden Mesodermsegmente des Kopfes. Den Ausdruck »sekundäre Leibeshöhle«, welchen VAN WIJHE gleichbedeutend mit »ventralem Coelom« gebraucht, will ich vermeiden; hat ja doch HATSCHKE, worin ich ihm beistimme, als »primäre Leibeshöhle« den ursprünglichen Raum



zwischen den beiden primären Keimblättern, als »sekundäre« den vom Mesoderm umschlossenen Raum bezeichnet. Die Bedeutung anderer von mir gebrauchter Ausdrücke wird sich im Laufe der Darstellung von selbst ergeben.

Ich will meine Darstellung mit der Beschreibung solcher Embryonen beginnen, welche noch keine Spur eines Herzens besitzen, aber, ihrem ganzen Habitus nach, nicht mehr sehr weit von dem ersten Stadium der Herzbildung entfernt sind. Einer Querschnittsserie durch einen solchen Embryo sind die Fig. 1 bis 3 der Taf. XV entnommen. Der erste Schnitt (Fig. 1), der 52. der Serie, geht durch diejenige Stelle der ventralen Leibeswand, an welcher später der Mund sich bildet. An dieser Stelle (*m*) treten Ektoderm und Entoderm mit einander in so innigen Kontakt, dass es schwer hält, eine Grenze zwischen ihnen zu sehen. Dieser Kontakt wird dadurch hergestellt, dass vom Entoderm ein solider Pfropf nach außenwärts wächst, der mit den hier etwas verlängerten Ektodermzellen in Verbindung tritt. Das Ektoderm zeichnet sich an dieser Stelle dadurch aus, dass seine Zellkerne viel weniger dicht gedrängt nebeneinander stehen, als in der unmittelbaren Umgebung. Zwischen Ektoderm und Entoderm, rechts und links von dem Entodermpfropf, sieht man das Mesoderm des Mandibular- oder ersten primären Kiemenbogens (*md*). Der Mandibularbogen zieht in schiefer Richtung von vorn und oben nach hinten und unten und es kann daher nicht sein unteres Ende auf dem abgebildeten Querschnitte getroffen sein. Die Mesodermzellen sind in der Weise angeordnet, dass sie eine kleine, nach auf- und auswärts sich verschmälernde Höhle umschließen; dabei sind sie, im Allgemeinen, in einfacher Schicht angeordnet; doch ist an einzelnen Stellen das Bestreben, sich in zwei Schichten zu sondern, nicht zu verkennen. Die Höhle nun, welche vom Mandibularbogen umschlossen wird, ist die Mandibular- oder erste Kiemenbogenshöhle (*mdh*).

Verfolgt man die Querschnittsserie weiter nach rückwärts, ändert sich Anfangs das Bild nicht wesentlich. Später aber macht sich in so fern eine Veränderung bemerkbar, als der erwähnte Entodermpfropf, der die Stelle des späteren Mundes bezeichnet, verschwindet und damit die Trennungslinie zwischen Ektoderm und Entoderm scharf und deutlich hervortritt. Die beiden Keimblätter bleiben allerdings auch jetzt noch in der ventralen Mittellinie nebeneinander in Kontakt, jedoch ist die Verlöthung derselben, welche weiter vorn statt hatte, aufgehoben. Auch am Mesoderm macht sich

**einige** Veränderung bemerkbar. Man kann noch durch mehrere **Schnitte** den Mandibularbogen nach rückwärts verfolgen und findet **dabei**, dass die Einschichtigkeit des Mesoderms an den hinteren **Schnitten** deutlicher hervortritt als vorn. Auch nähern sich die **Bogenhälften** einander, ohne sich aber in der Medianlinie zu erreichen. Das Querschnittsbild des Mandibularbogens nimmt dabei nach rückwärts allmählich an Größe ab und schwindet schließlich, wenn man eben am hintersten untersten Ende des Bogens angelangt ist, vollständig. In demselben Maße aber, als auf den Querschnitten die Größe des Mandibularbogens abnimmt, nimmt der Umfang des hinter dem Mandibularbogen gelegenen Mesoderms zu. Dadurch werden wir allmählich zu dem Bilde geführt, welches uns die Fig. 2 vorführt. Zwischen dem Schnitte der Fig. 2 und Fig. 1 liegen sieben **Schnitte**.

An dem Querschnitte der Fig. 2 ist vom Mandibularbogen nichts mehr zu sehen; denn das Mesoderm dieses Schnittes gehört nicht mehr diesem, sondern einer weiter rückwärts gelegenen Gegend an. Die Seitenplatten, die wir mit BALFOUR als Somatopleura und Splanchnopleura bezeichnen können, umschließen zwar auch hier eine Höhle, einen Theil der ventralen Leibeshöhle, doch steht dieselbe, wie aus einer genauen Durchsicht der einander folgenden Schnitte hervorgeht, mit der Mandibularhöhle nicht in Verbindung. An der ventralen Darmwand sieht man eine ziemlich tiefe Rinne (*r*), die sich, wie man sich bei Betrachtung der nächstfolgenden Schnitte leicht überzeugen kann, auch noch nach rückwärts erstreckt. Im Bereiche dieser Rinne berühren sich Entoderm und Ektoderm. Ich möchte auf dieselbe aus einem später zu erörternden Grunde einiges Gewicht legen. Das Ektoderm erscheint in der Mitte etwas dünner, als an den Seiten.

Verfolgen wir die Serie noch weiter nach rückwärts, so gelangen wir bald zu der Stelle, an welcher, wie man sich gewöhnlich ausdrückt, der Embryo dem Dotter aufliegt. Hier erweitert sich die Darmhöhle sehr beträchtlich und lässt zugleich zwei durch eine verengte Partie (*i*, Fig. 3) mit einander kommunikirende Abtheilungen unterscheiden. Die dorsale (*dh*) erscheint als direkte Fortsetzung der Mundhöhle (*dh*, Fig. 1 und 2), die ventrale (*ddh*) liegt dem Dotter (*do*) auf. Distalwärts werden die Falten, welche den Isthmus zwischen beiden Höhlen begrenzen, niedriger und verschwinden schließlich ganz, so dass diese zu einer einheitlichen Höhle zusammenfließen. Rechts und links zur Seite des Vorderdarmes sieht man wieder die beiden

Lamellen der Seitenplatten (*spp* und *spv*) und bemerkt, dass dieselben ventralwärts bei *spv* in einander übergehen. Ich nenne diese Verbindungsplatte und mache darauf aufmerksam, dass sowohl in den vorhergehenden Schnitten (auch in Fig. 2), als in den nachfolgenden zu sehen ist. Somatopleura und Splanchnopleura oder parietales und viscerales Blatt der Seitenplatten und eben so die Verbindungsplatte bestehen aus einer einzigen Schicht von Zellen, die allerdings in dem Schnitte der Fig. 3 noch nicht sehr regelmäßig geordnet sind, weiter hinten aber zu sehr zierlichen, kubischen Epithelien werden. Die von den Lamellen der Seitenplatten umschlossene Höhle (*ph*) erscheint als direkte Fortsetzung der entsprechenden Höhle der früheren Schnitte und lässt sich auch weiter nach rückwärts verfolgen.

Fassen wir die Verhältnisse des ventralen Coeloms eines Embryo kurz zusammen, so können wir sagen: innerhalb des Mandibularsegmentes besteht eine spaltförmige, vollkommen abgeschlossene Höhle, die Mandibularhöhle; die ventrale Leibeshöhle der folgenden Segmente bildet dagegen jederseits ein einziges geräumiges, distalwärts sich erweiterndes Cavum.

Ich gehe nun zur Beschreibung eines etwas älteren Embryo über, ich kann denselben folgendermaßen charakterisiren: abgesehen vom Mandibularbogen hat sich bereits der Hyoidbogen zu differenziren begonnen und es ist selbst die erste, allerdings nach hinten noch nicht scharf abgegrenzte Spur des ersten eigentlichen Kiemenbogens zu sehen. Das Gehörbläschen, das im vorhergehenden Stadium noch in Verbindung mit dem Ektoderm stand, hat sich von diesem vollständig abgelöst; gegenüber der primären Augenblase ist am Ektoderm keine Linsenverdickung zu bemerken.

Einer Querschnittserie durch einen solchen Embryo sind die Fig. 4—8 entnommen. Fig. 4 zeigt uns wieder die Stelle des künftigen Mundes und entspricht dem in Fig. 1 abgebildeten Schnitte eines früheren Embryo. Doch lässt sich in mehrfacher Hinsicht ein Fortschritt gegen früher konstatiren. Vor Allem möchte ich auf die Erscheinung von ganz allgemeiner Verbreitung aufmerksam machen, die mir schon lange bei meinen embryologischen Studien an Wirbellosen und Wirbelthieren aufgefallen ist. Es ist dies die Thatsache, dass mit fortschreitender Differenzirung die relative Größe der Zellen und Zellkerne, d. h. ihre Größe im Verhältnisse zur Größe des ganzen Embryo, abnimmt. Diese Thatsache erscheint allerdings in der Fassung so natürlich und selbstverständlich, dass sie kaum

Erwähnung bedarf. Es scheint nun aber, dass sie mit einer anderen, auf den ersten Blick weniger einleuchtenden Erscheinung parallel gehe. Bei aufmerksamer Beobachtung kann es kaum entgehen, dass innerhalb eng begrenzter Thiergruppen, so z. B. gerade innerhalb der Klasse der Amphibien, mit zunehmender Höhe der Organisation die relative Größe der Zellen und der Zellkerne konstant abnimmt. Man braucht nur die Gewebe eines Frosches oder einer Kröte mit denjenigen eines Triton oder Salamanders oder Proteus zu vergleichen, um sich davon zu überzeugen. Es scheint also ein enger Parallelismus zu bestehen zwischen der individuellen Entwicklung der Zellen und Gewebe eines Organismus und deren Stammesentwicklung. Ich will aber auf diesen Gegenstand hier nicht näher eingehen, zumal ich ohnedies ein anderes Mal Gelegenheit finden werde, darauf zurückzukommen.

Außer der geringeren Größe der Zellen zeigt der Schnitt noch in einem anderen Punkte einen Fortschritt gegen früher. Die Mandibularhöhle wird jetzt von zwei deutlich von einander getrennten Schichten von Mesodermzellen begrenzt. Die äußere dieser Schichten erscheint merklich dicker, als die innere und die dünnste Stelle der Wand der Höhle befindet sich an der oberen, medialen Seite. Die innere Schicht ist beträchtlich reicher an Dotterplättchen, als die äußere<sup>1</sup>. Da der Schnitt nicht genau quer durch den Embryo gelegt ist, erscheinen die Querschnitte der beiden Mandibularbogenhälften von ungleicher Größe: die rechte, weiter hinten getroffene Hälfte kleiner als die linke. Der Entodermpfropf zeigt wesentlich dasselbe Verhalten, wie früher, nur ist die Grenze gegen das Ektoderm deutlicher.

Gehen wir in der Serie noch weiter nach rückwärts, so kommen wir fünf Schnitte hinter dem der Fig. 4 zu dem der Fig. 5. Vom Entodermpfropf ist nichts mehr zu sehen; die beiden Hälften des Mandibularbogens (*md*), die nur mehr an ihrem hinteren unteren Ende getroffen sind, haben sich unter dem Darne in der Medianlinie vereinigt und nach aus- und aufwärts von ihnen sind die Hyoidbogen sichtbar (*hy*). Ein eigenthümliches Verhalten bietet das Entoderm; hier sieht man auf dem Schnitte ein Anhängsel von dreiseitiger Form, das an der Mitte seiner Basis mit der Darmwand zusammenhängt. Es ist dies das hintere Blatt einer Queren Falte, die zwischen Mandibular- und Hyoidbogen von einer

<sup>1</sup> Ich habe die Dotterplättchen in den Figuren nicht gezeichnet.

Seite zur anderen hinüberzieht und vielleicht mit der ersten in der Kiemenfurche im Zusammenhang steht. Wie ich mich an Schnittserien überzeugt habe, ist dies dieselbe Falte, die auch im nächstfolgenden Stadium zwischen Mandibular- und Hyoidbogen an der ventralen Darmwand gewahrt und in welche sich der Divertikel der Mandhöhle hinein fortsetzt (vgl. Taf. XVI Fig. 4 bei *do*).

Schon am zweiten darauffolgenden Schnitte ist vom Mandibularbogen keine Spur mehr zu sehen, während sich die Hyoidbogenhälften einander bis zur Berührung genähert haben. Den dritten Schnitt also den achten hinter dem der Fig. 4, habe ich in Fig. 6 abgebildet. Die beiden Hälften des Hyoidbogens haben sich in der Medianebene mit einander vereinigt und zwischen den beiderseitigen Verbindungsplatten (*spo'*) ist keine Trennungslinie mehr zu bemerken. Die Hyoidhöhlen sind scharf von einander getrennt (*hyh*).

Zwischen den vereinigten Hyoidbogenhälften einerseits und der ventralen Darmwand andererseits gewahrt man eine dreieckige Zellgruppe, deren Basis nach aufwärts gegen den Darm, deren gerundete Spitze nach abwärts zwischen die vereinigten Verbindungsplatten gerichtet ist (*end*). Diese Zellgruppe ist, wie aus der weiteren Entwicklung hervorgeht, die erste Anlage des Endothelsäckchens oder des »inneren Herzhäutchens« KÖLLIKER. Ein Lumen kann ich an den Präparaten dieser Schnittserie nicht oder doch nicht mit Deutlichkeit wahrnehmen. Die Frage, woher diese Zellgruppe stammt, habe ich trotz vielfacher Bemühungen nicht mit Sicherheit zu lösen vermocht, doch hoffe ich, mir dies an Selachier- oder an Säugethierembryonen gelingen zu lassen. Bei den Amphibien erschweren die vielen Dotterplättchen, die die Zellen erfüllen, die Entscheidung dieser Frage; ich werde aber später mehrere Gründe anführen, die mit einiger Wahrscheinlichkeit die Ansicht sprechen, dass die erste Anlage des Endothelsäckchens mit der früher erwähnten und in Fig. 2 abgebildeten ventralen Endothelzelle des Darmes in genetischer Beziehung stehe, mit anderen Worten, dass sie dem Entoderm ihre Entstehung verdanke.

Die erwähnte Zellgruppe nimmt schon am nächsten Schnitt beträchtlich an Umfang ab und am zweitnächsten, den ich in Fig. 7 wiedergegeben habe, sind nur mehr drei Zellkerne zu sehen (

Noch zwei Schnitte weiter nach rückwärts ist sie vollkommen verschwunden.

An dem Schnitte der Fig. 7 sieht man ferner, dass die beiden, von den Seitenplatten umschlossenen Höhlen geräumiger geworden und zugleich so nahe an einander gerückt sind, dass sie in der Mittelebene nur durch eine einfache Zellschicht getrennt werden. Noch viel geräumiger sind dieselben an dem Schnitte der Fig. 8, drei Schnitte hinter dem der Fig. 7, doch treten sie weder hier, noch auch weiter nach rückwärts mit einander in Verbindung. An Fig. 8 sieht man endlich auch, dass die beiden Verbindungsplatten des Mesoderms an der Stelle, wo weiter vorn die Endothelanlage zu sehen war, durch eine scharfe Trennungslinie von einander geschieden sind.

Das Ektoderm ist vom vorderen Ende der Endothelanlage an nach rückwärts dünn und seine Zellkerne stehen weit von einander ab (vgl. Fig. 6—8).

Es kann nun keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Mesodermhöhle der Fig. 6, 7 und 8, so wie der nächstfolgenden Schnitte nichts Anderes, als die primitive Pericardialhöhle ist, dass ferner die Pericardialhöhle Anfangs aus zwei getrennten Hälften besteht und dass sie endlich aus der Vereinigung der ventralen Theile der Hyoidhöhlen mit den darauffolgenden Kiemenbogenhöhlen hervorgeht. Ich hebe ausdrücklich hervor, dass die Pericardialhöhle aus der Verschmelzung nur der ventralen Theile der Hyoid- und der eigentlichen Kiemenbogenhöhlen entsteht. Wenn man Sagittalschnittserien durch Embryonen dieses und, noch besser, des nächstfolgenden Stadiums zu Rathe zieht, kann man sich leicht überzeugen, dass sowohl der Hyoidbogen, als auch die eigentlichen Kiemenbogen, so weit sie an der Seite des Kopfes spangenartig hervorspringen, spaltförmige Mesodermhöhlen besitzen, dass dagegen ventralwärts, wo die Bogen keine Wülste mehr hervorstülpen, die spaltförmigen Lumina jederseits zu einer einzigen großen Höhle zusammenfließen.

Nach hinten findet die Pericardialhöhle zu dieser Zeit keinen Abschluss; sie geht vielmehr kontinuierlich in die von den Seitenplatten umschlossene Höhle des Mesoderms, also in die Pleuroperitonealhöhle, über.

Kehren wir nun noch einen Augenblick zu dem Schnitte zurück, den ich in Fig. 7 abgebildet habe. Wir sehen hier von der primitiven Herzanlage eine Zellplatte ventralwärts zu dem parietalen Pe-

ricardialblatte ziehen (*mes.a*), eine Zellplatte, die wir als Mesocardium anterius bezeichnen müssen. Aus der von mir gegebenen Darstellung geht aber hervor, dass dieses Mesocardium anterius durch die Verschmelzung der beiden Verbindungslamellen der Seitenplatten entstanden ist.

Ich will nun eine Darstellung der Verhältnisse bei einem noch etwas älteren Embryo folgen lassen. Ich habe den Kopf eines solchen Embryo in Fig. 19 in schiefer Seitenansicht von unten rechts abgebildet. Der Kopf war etwas nach links geneigt. Man sieht bei *au* die Hervorwölbung, welche von der rechten Augenblase gebildet wird, bei *m* die äußere Mundbucht, bei *md* den Mandibularbogen, bei *hy* den Hyoidbogen, bei *k'* den ersten und bei *k''* den zweiten Kiemenbogen. Letzterer ist aber nur nach vorn gegen den ersten Kiemenbogen scharf begrenzt, während eine hintere Grenze fehlt oder doch nur sehr undeutlich ausgeprägt ist. Der dritte, eigentliche Kiemenbogen hat sich noch nicht differenziert. Zu bemerken ist noch, dass die Mundbucht nur deshalb so scharf hervortritt, weil hier der Entodermpfropf an eine sehr dünne und Zellkernen arme Stelle des Ektoderms herantritt; die Bucht ist, aus Quer- und Längsschnitten hervorgeht, sehr seicht und hat, die Flächenansicht lehrt, eine viereckige Form. An der hinteren Ecke treten die beiden Mandibularbogenhälften mit einander in Verbindung. Hinter der Mundbucht und der Vereinigungsstelle der Bogenhälften wölbt sich die Herzgegend hervor; unterhalb derselben sieht man den Dotter. Aus den Schnittserien durch das vordere Kopffende eines Embryo dieses Stadiums ergibt sich, dass an dieser Stelle, an welcher die Augenblase das Ektoderm berührt, sich bereits die Linsenanlage zu bilden beginnt. Diese stellt sich als eine Verdickung der tiefen Schicht des Ektoderms dar. Gleichzeitig hat die Augenblase eingestülpt, so dass man schon jetzt an derselben ein dünnes, einschichtiges äußeres und ein dickes mehrschichtiges inneres Blatt unterscheiden kann.

Ich beginne mit der Beschreibung einer Querschnittserie. Die erste abgebildete Schnitt (Taf. XVI Fig. 9) geht durch das hintere Ende der Mundbucht. Der Entodermpfropf ist an dieser Stelle sehr schmal, vom Ektoderm scharf abgegrenzt, das Ektoderm selbst lässt deutlich die beiden bekannten Lamellen unterscheiden. Weiter vordere, namentlich dort, wo die Mundbucht die größte Breite besitzt (Fig. 19) sind die Verhältnisse wesentlich andere; hier ist der Entodermpfropf sehr breit und reicht tief ins Ektoderm hinein; die Gr-

zwischen beiden ist kaum erkennbar und dem Ektoderm scheint die innere Schicht ganz zu fehlen, während die äußere eine sehr dünne Lamelle darstellt, in welcher in großen Entfernungen flache Kerne liegen (vgl. den Sagittalschnitt auf Taf. XVI Fig. 18). Entsprechend der äußeren, seichten Bucht sieht man auch innen eine ziemlich tiefe Ausbiegung der Mundhöhle (Fig. 9), die ich als innere Mundbucht bezeichnen will; sie reicht indess nicht so weit nach vorn, als die äußere Mundbucht. Zu beiden Seiten des Entodermpropfes sieht man, wie schon bei den jüngeren Embryonen, die Durchschnitte durch den Mandibularbogen. Die beiden Bogenhälften bieten wesentlich dasselbe Bild, wie früher; auch jetzt sehen wir wieder in jeder Hälfte eine spaltförmige Höhle, begrenzt von zwei Schichten, von denen die innere reich, die äußere arm an Dotterplättchen ist; auch jetzt erscheint die dorsale Wand der Mandibularhöhle als die dünnste. Die Stelle, an welcher sich jederseits über dem Durchschnitte des Mandibularbogens das Entoderm dicht an das Ektoderm anlegt, entspricht der ersten inneren Kiementasche. Man muss eben immer im Gedächtnisse behalten, dass die Kiemenbogen in schiefer Richtung von vorn und oben nach hinten und unten verlaufen und dass also die Schnitte sich mit den Kiemenbogen in schiefer Richtung kreuzen.

Verfolgen wir die Serie weiter nach rückwärts, so finden wir, dass sich die Verbindung des Entodermpropfes mit dem Ektoderm alsbald löst und gleichzeitig die beiden Hälften des Mandibularbogens auf einander zu treten. Der fünfte Schnitt, von dem in Fig. 9 abgebildeten an gezählt, zeigt uns die in Fig. 10 dargestellten Verhältnisse. Schon am sechsten Schnitte vereinigen sich die beiden Mandibularbogenhälften und der neunte Schnitt, der in Fig. 11 abgebildet ist, zeigt uns dieselben durch eine ganz ansehnliche, zwei Zellschichten dicke Brücke mit einander in Verbindung. Gleichzeitig ist die Mandibularhöhle zu einer engen, schwer sichtbaren Spalte geworden.

So wie wir aber beim Verfolgen der Querschnittserie den Mandibularbogen allmählich verschwinden sehen, nehmen wir zugleich wahr, dass die Querschnitte der beiden Hyoidbogenhälften tiefer und tiefer nach abwärts rücken. In Fig. 11 liegen sie nach aus- und aufwärts von den vereinigten Mandibularbogenhälften.

Am Boden der Mundhöhle zieht eine Rinne von der inneren Mundbucht bis an den hinteren Rand des Mandibularbogens. Vom Hyoidbogen an erhöht sich der Mundboden und zieht abgeflacht nach



hinten bis zur Grenzfalte (GOETTE), um sich sodann steil nach a  
wärts zu senken<sup>1</sup> (Fig. 18 *gf*). An der Grenze zwischen Mandib  
lar- und Hyoidbogen trifft man auf die früher erwähnte quere Furch  
welche vielleicht jederseits in die erste innere Kiemenfurche si  
fortsetzt.

Die nächste Figur (Fig. 12) zeigt uns den vierzehnten Schn  
der Serie<sup>2</sup>. Die beiden Hyoidbogenhälften haben sich, unter gleich  
zeitiger Verschmelzung ihrer Verbindungsplatten, in der Medianlin  
mit einander vereinigt. Zwischen Hyoidbogen und ventraler, abg  
flachter Darmwand sieht man das, hier stark in die Quere gezogen  
Endothelsäckchen; nahe dem rechten und linken Ende desselb  
gewahrt man ein kleines rundliches Lumen; beide Lumina steh  
durch eine nicht sehr scharf ausgeprägte Spalte in Verbindung. I  
Länge des queren Durchmessers des Endothelsäckchens nimmt na  
hinten ungemein rasch ab; schon im nächsten Schnitte ist sie ka  
halb so groß und im zweitnächsten, den ich in Fig. 13 wiedergeg  
ben habe, ist der quere Durchmesser kaum größer, als der dors  
ventrale. Sowohl aus diesem Verhalten, als auch aus einem Vergleic  
mit dem früher beschriebenen Stadium und endlich auch aus der g  
zen Konfiguration der Herzanlage unseres Embryo geht, wie ich glau  
mit Sicherheit hervor, dass wir die quer verbreiterte Endothelmemb  
der Fig. 12 mit ihren beiden Lumina als die erste Spur des vo  
dersten Aortenbogens anzusehen haben. Daraus erhellt ab  
dass das Endothel dieses Bogens als Derivat des Endothels  
Herzens oder des »inneren Herzhäutchens« aufzufassen ist. Der E  
wand, den man vielleicht gegen die Ansicht, dass wir es in Fig.  
mit der ersten Anlage der Aorten zu thun haben, erheben könn  
dass nämlich diese nicht im Mandibularbogen, sondern im Hyo  
bogen gelegen sei, ist, wie mir scheint, von keinem Gewichte; de  
es ist wohl die Annahme gerechtfertigt, dass diese Aortenanlage  
bei ihrem weiteren Auswachsen in den Bereich des Mandibularboge  
hineingelangen.

Die Fig. 13 zeigt uns außer der geringen Größe des Endoth  
rohres noch eine andere Eigenthümlichkeit. Wir finden nämlic  
dass sich jetzt die beiden Hälften der Pericardialhöhle zu einer g

<sup>1</sup> Ich habe den von GOETTE gebrauchten Namen »Grenzfalte« beibehalt  
obwohl die Verhältnisse beim Salamander (schon wegen der anderen Krümm  
des Embryo) nicht ganz denjenigen bei den Batrachiern entsprechen.

<sup>2</sup> Ich zähle stets den Schnitt der Fig. 9 als ersten; in Wirklichkeit  
dieser aber der 72. der ganzen Serie.

meinsamen Höhle vereinigt haben. Diese Vereinigung erstreckt sich noch durch mehrere Schnitte rückwärts. Später, so am 21. Schnitte (Fig. 14), treten dünne Protoplasmastränge auf, welche das Pericardium parietale mit dem Pericardium viscerales verbinden, noch weiter hinten, so am 24. Schnitte (Fig. 15), findet man auch einzelne Kerne in diesen Strängen und endlich (Fig. 16 und 17) vom 25. Schnitte angefangen ist wieder ein wohlentwickeltes Mesocardium anterius vorhanden. Durch einen Vergleich dieser Schnitte ersieht man auch, dass die Pericardialhöhle in der Richtung von vorn nach hinten beträchtlich an Umfang zunimmt.

Die Pericardialhöhle stellt also um diese Zeit nur in der Mitte oder etwas vor der Mitte ihrer Länge einen einheitlichen Raum dar und läuft nach vorn und hinten in je zwei Zipfel aus. Die vorderen, kürzeren, liegen im Hyoidbogen (Fig. 12), die hinteren, längeren und geräumigeren, gehen kontinuierlich in die von der Pericardialhöhle noch nicht gesonderte Pleuroperitonealhöhle über.

Wir müssen nun aber auch das Endothelsäckchen vom Schnitte der Fig. 13 an nach rückwärts verfolgen. Es zeigt sich an demselben das Bestreben, die Berührung mit dem Entoderm aufzugeben und ventralwärts zu rücken. Ein eigenthümliches Bild zeigt uns die Fig. 15; hier liegt noch eine ganz kleine, aus zwei Zellen bestehende Partie dem Entoderm an, während das eigentliche Endothelrohr schon die Anlagerung an den Darm aufgegeben hat. Dieses Verhalten findet sich indess nur an einem einzigen Schnitte; schon der nächstfolgende (Fig. 16) zeigt ein ähnliches Bild, wie der Schnitt der Fig. 14. An zwei anderen, gut gelungenen Querschnittserien durch Embryonen aus demselben Mutterthiere habe ich nichts dem Verhalten der Fig. 15 Ähnliches gesehen und halte dies daher für einen zufälligen Befund. Wenn wir endlich noch weiter nach hinten gehen, so finden wir das Endothelrohr ganz außer Kontakt mit der ventralen Darmwand (Fig. 18). Hier sehen wir auch schon ein wohlentwickeltes Mesocardium posterius und finden endlich auch, dass die beiden Lamellen desselben durch eine scharfe Trennungslinie von einander geschieden sind. An den nächstfolgenden Schnitten wiederholt sich das hier gegebene Bild; später wird das Endothelrohr etwas breiter und scheint in die Anlagen der Venae omphalo-mesentericae überzugehen, so dass alsdann auch deren Endothel ein Derivat des primitiven Endothelsäckchens darstellen würde. Doch sind meine Untersuchungen nicht ausreichend, um diese Frage zu entscheiden.

Fassen wir die Verhältnisse des Herzens und des Pericardiums wie sie der Querschnitt der Fig. 18 zeigt, kurz zusammen, so können wir sagen: am Pericardium parietale müssen wir zwei Theile unterscheiden; der eine geht aus dem visceralen Blatte der Seitenplatten, einem Theile der Splanchnopleura oder des Darmfaserblattes hervor und legt sich dicht der ventralen Seite des Vorderdarmes an, der andere geht aus dem parietalen Blatte der Seitenplatten, einem Theile der Somatopleura oder des Hautfaserblattes, hervor und legt sich der Innenfläche des Ektoderms an. Von beiden Theilen gehen die Mesocardien zum Herzen. Das Mesocardium posterius vom visceralen, das Mesocardium anterius vom parietalen Blatte der Seitenplatten. Das Herz selbst besteht aus zwei Lamellen, einer inneren endothelialen, und einer äußeren, die zum Pericardium viscerales zur Herzmuskulatur wird.

Betrachten wir endlich noch den in Fig. 18 abgebildeten Sagittalschnitt durch einen Embryo des gleichen Alters. Der Schnitt ist einer lückenlosen Serie entnommen und liegt etwas zur Seite der Medianebene; daher ist denn auch das Endothelrohr nur im vorderen verbreiterten Theile zu sehen; weiter rückwärts ist bloß das viscerales Pericard angeschnitten. Das, worauf es mir hier besonders ankommt, ist, zu zeigen, dass die Pericardialhöhle nicht bis in den Mandibulabogen hineinreicht, sondern im Hyoidbogen ihr vorderes Ende findet.

Vergleicht man die Präparate einer solchen Sagittalschnittserie sorgfältig mit einander und richtet man seine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf den Anfang und das Ende der Serie, so gelingt es leicht sich davon zu überzeugen, dass die Pericardialhöhle jedes Mal zwischen je zweien einander folgenden Kiementaschen mit den spaltförmigen Mesodermhöhlen im Bereiche des wulstförmig an der Seitenfläche des Kopfes vorspringenden Abschnittes des Hyoid- und des eigentlichen Kiemebogens communicirt, mit anderen Worten, dass, wie schon angeführt, die Pericardialhöhle nur den ventralen erweiterten Theil der Mesodermhöhle des Hyoidbogens und der eigentlichen Kiemebogen darstellt.

Untersucht man endlich noch weiter entwickelte Embryonen von *Salamandra maculosa*, *Salamandra atra* oder *Triton taeniatus*, solche bei denen schon alle Kiemebogen zur Ausbildung gelangt sind, endlich solche, an denen schon die Kiemenblättchen hervorzuspringen begonnen haben, so sieht man, wie gleichzeitig mit der Ortsveränderung des Herzens die spaltförmigen Mesodermhöhlen der Kiemebogen zu obliteriren beginnen und schließlich spurlos verschwinden.

Zum Schlusse will ich noch eine Thatsache anführen, die zwar mit dem hier behandelten Thema nicht direkt zusammenhängt, die aber von allgemeinerem Interesse ist und daher einiger Beachtung werth erscheint. Ich finde fast in jedem meiner Schnitte Kerntheilungsfiguren; sie sind durchwegs durch Platinchlorid in der vorzüglichsten Weise konservirt und es stellt sich nun heraus, dass, selbst wenn eine Zelle über und über mit Dotterplättchen erfüllt ist, die chromatische Figur in Beziehung auf Anordnung und Vertheilung der Fadenschleifen nicht die geringste Störung erleidet. Die Dotterplättchen spielen eine durchaus passive Rolle; sie werden von den chromatischen Fäden aus einander gedrängt und so verlagert, wie es zur vollen Entfaltung der Kerntheilungsfiguren nöthig erscheint. An den Embryonen von *Salamandra atra*, die sich durch große Schärfe und Klarheit ihrer Elemente auszeichnen, habe ich mich überzeugen können, dass die Dotterplättchen Krystalle sind. Woraus sie bestehen, kann ich aber nicht sagen. Häufig sieht man sie in dünne Lamellen zerfallen.

Es sollen nun zunächst die wichtigsten Litteraturangaben Berücksichtigung finden, sodann einige Fragen von allgemeinerer Bedeutung erörtert werden und schließlich der Versuch gemacht werden, die complicirten Vorgänge, die sich bei der paarigen Herzentwicklung der Knochenfische, Vögel und Säugethiere abspielen, auf die einfachen, hier beschriebenen Erscheinungen zurückzuführen.

In seiner ersten Arbeit<sup>1</sup> bemerkt GOETTE, dass die Herzbildung mit den beiden Venenschenkeln beginne. »Die Venenschenkel entstehen dadurch, dass gewisse Dotterkernzellen an der Grenze des mittleren Keimblattes in Blutzellen zerfallen und dass die so geschaffenen, schon gefüllten Räume durch ähnliche Umbildung in der Umgebung sich zu kurzen Kanälen erweitern. Wo sie zusammenstoßen, entwickelt sich das Herz.« GOETTE scheint aber diese Ansicht später wieder fallen gelassen zu haben; wenigstens geschieht ihrer in seinem Hauptwerke keine Erwähnung mehr. Ich habe gegen sie in erster Linie meine Beobachtungen an Salamanderembryonen anzuführen, aus denen hervorgeht, dass das Herz in seiner Anlage schon vorhanden ist, wenn noch keine Blutzellen gebildet sind; in zweiter Linie möchte ich bemerken, dass die Ab-

<sup>1</sup> Untersuchungen etc. pag. 112—114.

bildungen GOETTE's so schematisch sind, dass sich aus ihnen kein Schluss ziehen lässt. Im Wesentlichen läuft GOETTE's Darstellung darauf hinaus, dass er die Herzbildung in Zusammenhang bringt mit einer Faltenbildung des Darmfaserblattes, während er die Pericardialhöhle aus dem Spaltraum ableitet, der durch die Trennung der Seitenplatten in Hautfaser- und Darmfaserblatt entsteht.

In der letzteren Beziehung auf demselben Standpunkte steht OELLACHER, der zwei Jahre später, ohne von der Arbeit GOETTE's etwas gewusst zu haben, die Herzentwicklung von *Bufo* einerseits untersuchte. Über die Bildung der Pericardialhöhle äußert er sich dahin, dass sie ihre Entstehung zunächst der Ausstülpung der Darmfaserplatte verdanke, durch welche diese und die Hautmuskelplatte zum Auseinanderweichen gebracht werden; dazu musste jedoch die Spaltung des mittleren Keimblattes nothwendig vorausgehen. Dieser Auffassung ist später GOETTE mit Recht entgegengetreten.

In seinem Hauptwerke geht GOETTE des Genaueren auf die ihm schon früher geschilderte Faltenbildung des Darmfaserblattes ein und beschreibt namentlich auch die topographischen Beziehungen der primitiven Herzanlage zu dem Hyoid- und den eigentlichen Kiemenbögen<sup>3</sup>. Es ist indessen schwer, eine gedrängte Zusammenfassung seiner Anschauungen zu geben und ich bemerke daher nur, dass gerade diejenigen Punkte, auf die es mir vorwiegend ankam, von GOETTE keine Berücksichtigung finden. Es scheinen diesem Forscher weder lückenlose Querschnitt- noch Sagittalschnittserien zur Verfügung gestanden zu haben und es musste derselbe daher über die Existenz und den Zusammenhang der ventralen Coelomabschnitte des Kopfes und namentlich über den Zusammenhang der spinalen Mesodermhöhlen der Kiemenbögen mit der primitiven Pericardialhöhle im Unklaren bleiben. Auch über die Bildung und Bedeutung der Mesocardien finden sich keine Angaben. Immerhin verdienen aber seine Beobachtungen in vielfacher Hinsicht die vollste Berücksichtigung. So hat GOETTE namentlich die ursprüngliche Kontinuität der Pericardial- und Pleuroperitonealhöhle, worauf schon früher OELLACHER, allerdings nur ganz im Allgemeinen, hingewiesen hat, richtig erkannt; endlich finden sich noch interessante Bemerkungen über die Bildung der endothelialen Auskleidung des Herzens, welche ich weiter unten noch zurückkommen werde.

<sup>1</sup> l. c. pag. 160.

<sup>2</sup> Unke pag. 776.

<sup>3</sup> l. c. pag. 219 u. ff. und pag. 745 u. ff.

Zuvor möchte ich aber mit ein paar Worten die lehrreiche Arbeit VAN WIJHE's<sup>1</sup> »über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes« besprechen, da sich aus derselben, wenn sie auch in keiner direkten Beziehung mit dem von mir behandelten Gegenstande steht, doch einige für die hier angezogenen Fragen wichtige Vergleichspunkte ergeben. Nach VAN WIJHE enthält in dem jüngsten von ihm beschriebenen Stadium (Stadium I nach BALFOUR) das erste Mesodermsegment keine Höhle. Die erste Mesodermhöhle (das erste Coelomsegment) liegt im zweiten Mesodermsegmente; ihr ventraler Theil ist die Mandibular- oder Kieferhöhle. Der ventrale Theil des zweiten Coelomsegmentes (im dritten Mesodermsegmente gelegen) ist die Hyoidhöhle; das vierte Mesodermsegment liegt gerade unter dem Gehörgrübchen.

Ich möchte nun die Vermuthung aussprechen, dass das erste Mesodermsegment VAN WIJHE's nicht als Segment aufzufassen sei, sondern als der vorderste unsegmentirte Abschnitt des Mesoderms, welcher dem prächordalen Theile des Schädels entspricht. In diesem Segmente tritt allerdings nachträglich eine Höhle auf, doch dürfte gerade dieses verspätete Auftreten eher für meine Auffassung, als für diejenige VAN WIJHE's sprechen. Auch die Lagerung zur Chorda und zum Vorderende des Darmes scheint mir der Ansicht VAN WIJHE's nicht günstig zu sein. Damit soll keineswegs die Existenz dieses prächordalen, unsegmentirten Mesoderms in Frage gezogen werden; ich sehe es selbst an meinen Salamanderembryonen mit aller Bestimmtheit an der von VAN WIJHE angegebenen Stelle.

Über die ventrale Leibeshöhle der Kopfsegmente bemerkt VAN WIJHE: »Die ventrale Leibeshöhle wird in dieser Periode (Stadium I) im Kopfe nur durch die unpaare Pericardialhöhle und die paarige Kieferhöhle repräsentirt. Beiderlei Räume communiciren nur potentiell, da die Wände der nach vorn in zwei Zipfel ausgezogenen Pericardialhöhle sich zwar in diejenigen der Kieferhöhle fortsetzen, unter der ersten Kiementasche einander aber berühren« (pag. 7). Diese Bemerkung kann, wenn ich sie richtig verstehe, nach meinen Ergebnissen an Salamanderembryonen nicht ganz zutreffend sein. Allerdings geht auch bei den Salamanderembryonen des dritten von mir beschriebenen Stadiums die Pericardialhöhle nach vorn in zwei Zipfel aus, aber die Wände der Höhle gehen nicht in die Wände der

<sup>1</sup> Amsterdam 1882.

Erzeugnis des Darmblattes halten möchte«. Aber gerade die »möchte« lässt uns schließen, dass GOETTE noch gegründeten Zweifeln Raum geben musste. Für den primitiven und genetischen Zusammenhang des Endothels mit dem Darm scheint mir übrigens auch ein Vergleich der Resultate HENSEN's mit denen KÖLLIKER's über die Herzentwicklung des Kaninchens zu sprechen. An der unten wiedergegebenen Abbildung KÖLLIKER's sieht man in der Nähe der *so* bezeichneten Stelle eine ganz kleine Ausbuchtung des Darmblattes, ein Divertikel, welches genau dort gelegen ist, wo früher eine kontinuierliche Verbindung mit dem »inneren Herzhäutchen« existieren haben müsste. An einem von HENSEN gegebenen Querschnittsbild sieht man nun in der That die ersten Endothelzellen (Zellen des Gefäßblattes nach HENSEN) direkt dem Darmdrüsenblatte aufliegen. Daraus geht hervor, dass das Endothelsäckchen allmählich nach außen vorgertickt ist, während es Anfangs eben so wie bei den Selachier, Amphibien und Vögeln dem Entoderm direkt aufgelagert war.

Man hat sich so sehr daran gewöhnt, das Herz und die Gefäße aus dem Mesoderm entstehen zu lassen oder sie etwa gar aus einem eigenen Gefäßblatte, dessen Existenz ich bestreite, abzuleiten, dass man es für gewagt halten muss, an dieser lieb gewordenen Ansicht zu rütteln. Aber man hat eben zu wenig bedacht, dass Herz und Gefäße aus zwei wesentlich von einander verschiedenen Theilen bestehen und dass das eigentlich Wesentliche des Gefäßsystems im Endothel liegt. Wenn es nun auch nicht zweifelhaft sein kann, dass die muskulösen und bindegewebigen Hüllen des Herzens und der Gefäße dem Mesoderm angehören, so muss doch andererseits betont werden, dass wir trotz der Abtastung die Abstammung des Endothels heute noch völlig im Unklaren lassen und dass es zum mindesten als eben so wahrscheinlich gelten muss, dass dieses vom Entoderm, als dass es vom Mesoderm seinen Ursprung nehme.

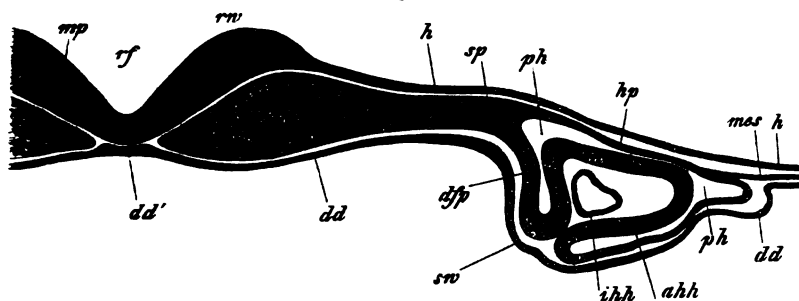
Die Beobachtung, dass bei den Amphibien die ersten Aorta bogen durch Auswachsen des Endothelsäckchens entstehen, legt aber noch die Frage nahe, ob nicht vielleicht auch das Endothel aller anderen Gefäße in letzter Instanz auf die Zellen des Endothelsäckchens zurückzuführen sei, mit anderen Worten, ob nicht vielleicht alle Gefäße in derselben oder in ähnlicher Weise entstehen.

<sup>1</sup> Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. I. Bd. 1876, Taf. X Fig. 37, pag. 367 und 368.

wie die Kapillaren. In der Vermuthung, dass dem so sei, bestärkt mich namentlich eine Beobachtung, die ich wiederholt an Hühnerkeimscheiben aus der zweiten Hälfte des zweiten Tages angestellt habe. An solchen Keimscheiben kann man mit stärkeren Vergrößerungen ganz deutlich sehen, wie von den beiden Venae omphalo-mesentericae zarte Endothelsprossen ausgehen, die mit einander in netzförmige Verbindung treten und schließlich zu den Blutinseln führen.

Ich will zum Schlusse noch zeigen, in welch' einfacher Weise die von mir beschriebene Herzentwicklung der Urodelen mit den, scheinbar so complicirten Vorgängen der Herzbildung der Knochenfische, Vögel und Säugethiere in Einklang zu bringen ist oder, besser gesagt, wie sich die doppelte Herzbildung auf die einfache zurückführen lässt. Ich gehe dabei von den Beobachtungen KÖLLIKER's an Kaninchenembryonen aus; einerseits, weil mir dieselben die genauesten zu sein scheinen, die wir bisher über doppelte Herzbildung besitzen, andererseits, weil KÖLLIKER's Abbildungen so sehr den Stempel der Naturwahrheit an sich tragen, dass man nicht zu befürchten hat, durch sie zu irrigen Schlüssen geleitet zu werden. Übrigens würde sich derselbe Nachweis, nur mit

Fig. 1.



*rf* Rückenfurche, *rw* Rückenwülste, *mp* Medullarplatte, *h* Hornblatt, *hp* Hautplatte, *dhp* Darmfaserplatte, sich fortsetzend in die äußere Herzhaut *ahh*, *ihh* innere Herzhaut (Endothelrohr), *ph* Parietalhöhle, die das Herz umschließt, *mas* mittleres ungetheiltes Keimblatt jenseits der Herzanlage, *dd* Darmdrüsenblatt, *dd'* Chordaanlage, *sw* Seitenwand des sich entwickelnden Schlundes (nach KÖLLIKER).

geringfügigen Modifikationen, für die Knochenfische und Vögel erbringen lassen.

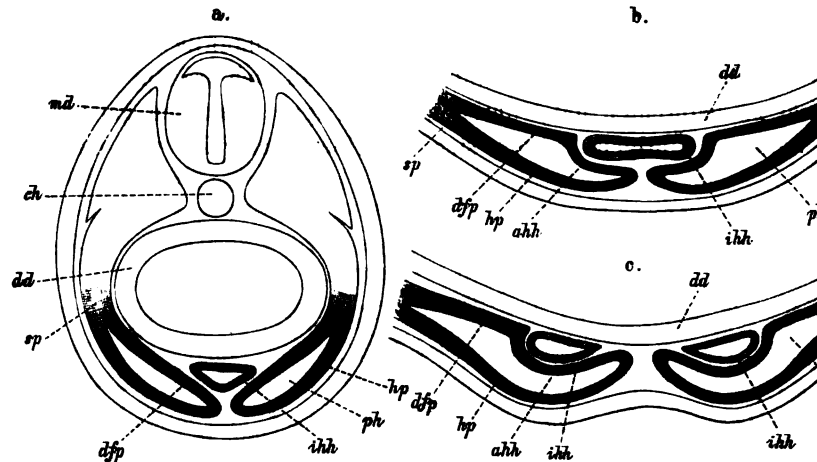
Die vorstehende Figur zeigt uns etwas mehr als die Hälfte eines Querschnittes durch den Kopf eines Kaninchenembryo von acht Tagen und 14 Stunden. Der Embryo besaß schon acht Urwirbel und



es geht wohl auf den ersten Blick hervor, dass das Stadium Herzbildung, das er uns vorführt, nicht das jüngste ist. HENLE hat schon an einem Embryo mit vier Urvirbeln die Anlage des Herzens gesehen<sup>1</sup> und auch KÖLLIKER erwähnt jüngere Stadien der Herzentwicklung. Die Figur ist aus der beigegebenen Erklärung leicht verständlich und ich will nur auf die Beziehungen des äußeren inneren Herzhäutchens (*ahh* und *ihh*) zur Pericardialhöhle (*ph*) zum Mesoderm hinweisen.

Die Fig. 2 zeigt uns drei Etappen der phylogenetischen Entwicklung des Herzens; wir gehen dabei von einem Stadium aus, welchem die Seitenplatten (*sp*) in der Medianebene noch nicht ineinander verschmolzen sind (*a*). Das Bild entspricht den beim Menschen nach der ersten Differenzierung des Endothelsäckchens vorgefundenen Verhältnissen in allen wesentlichen Punkten. Da es leicht das in *b* gegebene Bild ab. Das Endothel

Fig. 2.



chen ist in die Breite gezogen, auf dem Querschnitte biskittig geworden und die auf dasselbe fortgesetzte und es von außen deckende Darmfaserplatte (*dfp*) bildet die Anlage des äußeren Häutchens (*ahh*). Allmählich weicht das Endothelsäckchen, bei größerer Verbreiterung der Bauchseite des Embryo, in zwei Blätter aus einander (*c*), von denen jedes die gleichen Beziehungen

<sup>1</sup> Auch ich habe an einem Kaninchenembryo mit vier Urvirbeln die Anlage gesehen. (Späterer Zusatz.)

mittleren Keimblatte aufweist. Damit sind wir aber schon bei einem Zustande angelangt, der uns in der einfachsten Weise zu dem Bilde der Fig. 1 hinführt. Man braucht sich nur den Embryo durch einen medianen Sagittalschnitt ventralwärts gespalten und die beiden Hälften flächenhaft ausgebreitet zu denken und man wird die große Ähnlichkeit des dadurch erzielten Bildes mit dem von KÖLLIKER gegebenen nicht verkennen. Zwar liegt an dem von uns gegebenen Bilde (Fig. 2 c) das Endothelsäckchen noch direkt dem Darmdrüsenblatte auf; aber ganz dasselbe ist nach GOETTE und HENSEN Anfangs auch bei den Säugethieren der Fall; erst später rückt dieses Säckchen mehr nach außen und giebt den Kontakt mit dem Darne auf.

Ja, man könnte selbst noch weiter gehen und zeigen, dass auch die Bildung der Mesocardien (mit Ausnahme des Mesocardium laterale KÖLLIKER's) bei den Amphibien und Säugethieren auf wesentlich demselben Vorgange beruht.

Fragen wir uns aber nach der Ursache des Auseinanderrückens der ursprünglich einfachen Herzanlage, so können wir wohl keinen Augenblick dardüber im Zweifel sein, dass diese in der mächtigen Ausbildung des Nahrungsdotters gegeben sei; und wenn auch die Säugethiere auf dem Wege von den Monotremen aufwärts unter gleichzeitiger Ausbildung des Placentarkreislaufes des Nahrungsdotters verlustig geworden sind, so haben sich doch in ihrer Entwicklung zahlreiche Eigenthümlichkeiten erhalten, die auf dessen frühere Existenz zurückweisen. So sehr ich daher BALFOUR in der Auffassung der doppelten Herzbildung als eines sekundären Entwicklungsvorganges Recht geben muss, so kann ich ihm doch nicht beistimmen, wenn er meint, dass sie »durch eine Veränderung in der Zeit des Verschlusses der Schlundwand herbeigeführt worden« sei. Denn die Verspätung im ventralen Verschlusse der Schlundwand ist nur als die nothwendige Folge der flächenhaften Ausbreitung des Embryo und diese selbst als die Folge der Ansammlung eines mächtigen Nahrungsdotters aufzufassen.

Prag, 31. Januar 1886.

## Erklärung der Abbildungen.

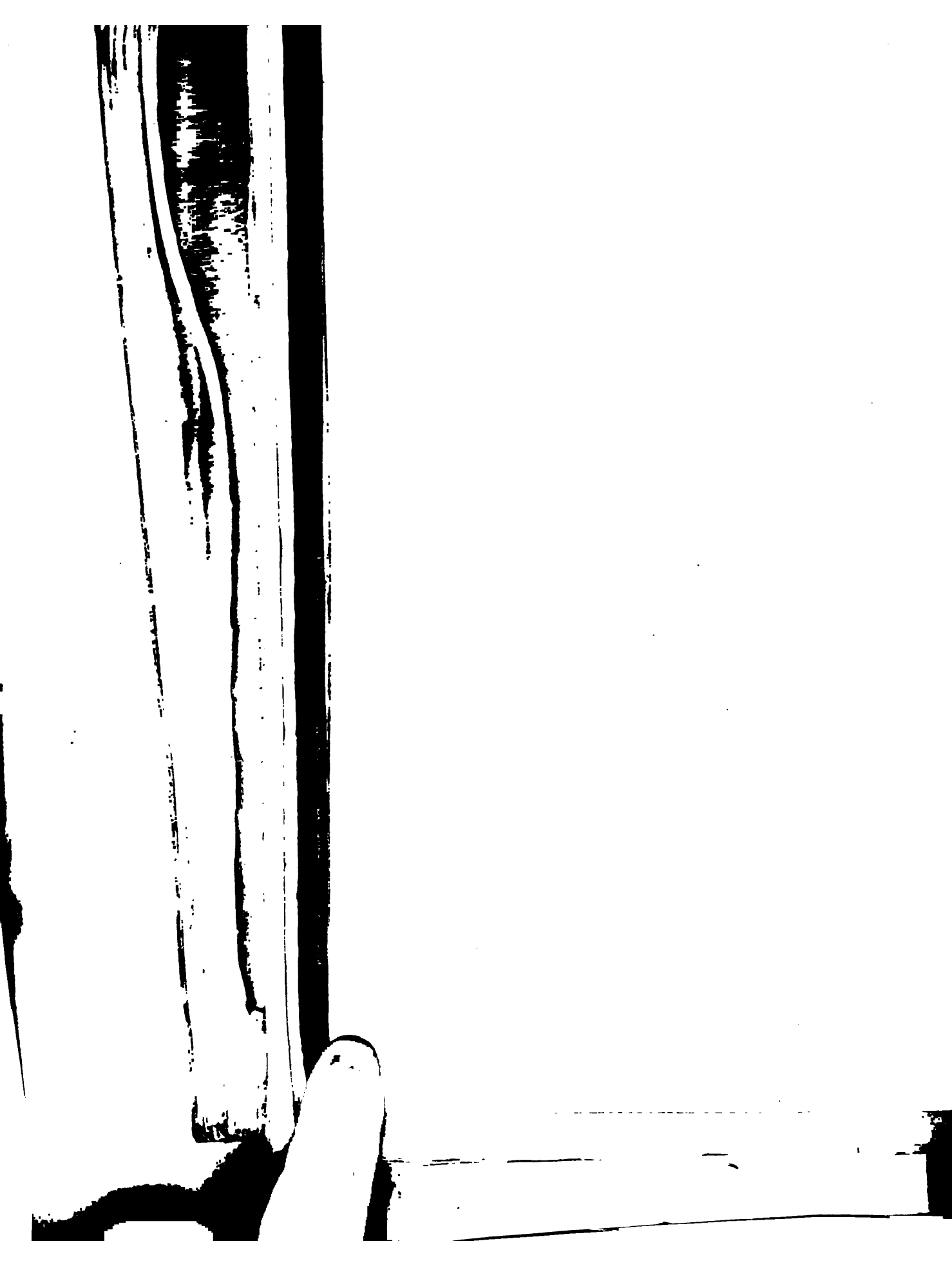
### Tafel XV und XVI.

*ao* Erster Aortenbogen, *au* Auge, *dh* Darmhöhle (Vorderdarm),  
*do* Dotter, *dz* Dotterzellen, *end* Endothel (Endothelsäckchen),  
*ent* Entoderm; *g* Grenze zwischen den beiden Verbindungsplatten,  
*gf* Grenzfalte, *hy* Hyoidbogen, *hz* Herzwulst, *k'* erster eigentlicher  
Kiemenbogen, *k''* Anlage des zweiten eigentlichen Kiemenbogens,  
*m* Mund, *ma* äußere, *mi* innere Mundbucht, *md* Mandibularbogen,  
*mdh* Mandibularhöhle, *mes.a* Mesocardium anterius, *mes.p* Mesocar-  
dium posterius, *ph* Pericardialhöhle, *pp* Pericardium parietale (au-  
ßen), *pv* Pericardium viscerale, *pv'* Pericard, dem Darm an-  
liegend (auch Splanchnopleura), *r* ventrale Darmrinne, *sp* Seiten-  
platte, *spp* parietales, *spv* viscerales Blatt derselben (Somato- und  
Splanchnopleura). Alle Figuren nach Präparaten von *Salamandra*  
*maculosa*.

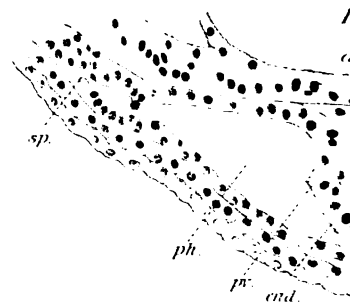
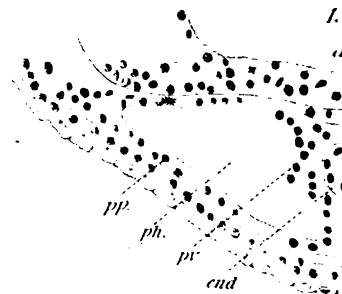
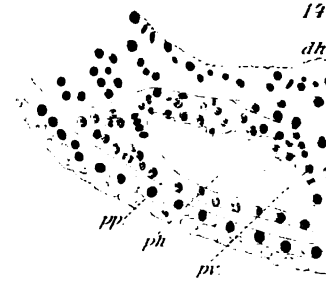
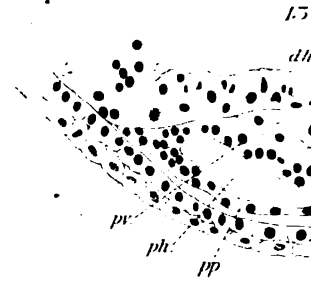
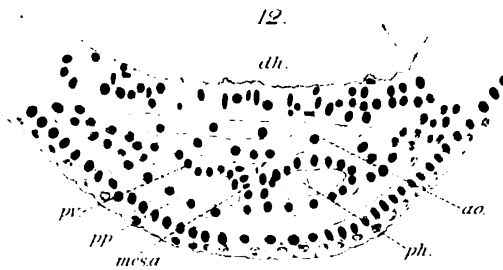
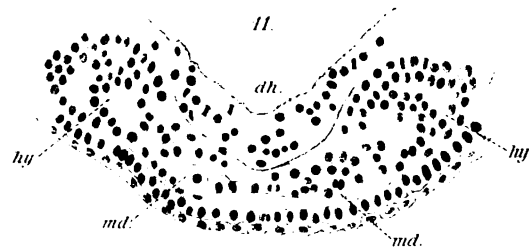
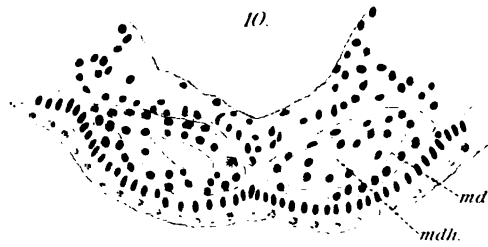
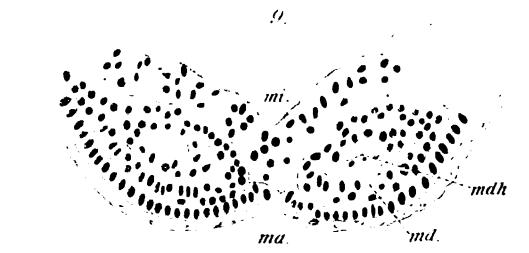
- Fig. 1—3. Einer Querschnittserie entnommen. Fig. 2. Acht Schnitte hinter  
Fig. 1. Fig. 3 neun Schnitte hinter Fig. 2.  
Fig. 4—8. Einer Serie durch einen älteren Embryo entnommen. Fig. 4 durch  
die Mundbucht, Fig. 5 fünf Schnitte weiter rückwärts, Fig. 6 drei  
Schnitte hinter 5, Fig. 7 zwei Schnitte hinter 6, Fig. 8 drei Schnitte  
hinter 7.  
Fig. 9—17. Einer Serie durch einen Embryo mit der ersten Andeutung des  
vierten Kiemenbogens (zweiten eigentlichen Kiemenbogens) entnommen.  
Die Schnitte reihen sich folgendermaßen an einander: Ich zähle  
Fig. 9 als ersten, dann ist Fig. 10 No. 5, Fig. 11 No. 9, Fig. 12 No. 13,  
Fig. 13 No. 16, Fig. 14 No. 21, Fig. 15 No. 24, Fig. 16 No. 25 und  
Fig. 17 No. 29.  
Fig. 18. Einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo aus demselben Mutter-  
thiere, wie der vorige, entnommen. Der Schnitt liegt etwas zur Seite  
der Medianebene.  
Fig. 19. Kopf eines Embryo desselben Stadiums schief von unten und rechts  
gesehen. Der Kopf ist etwas nach links geneigt.

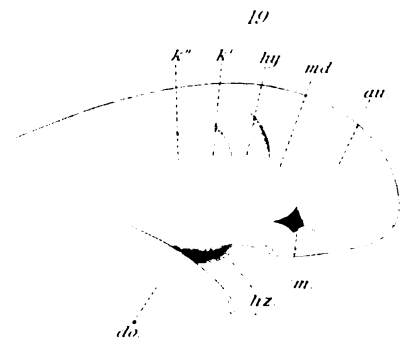
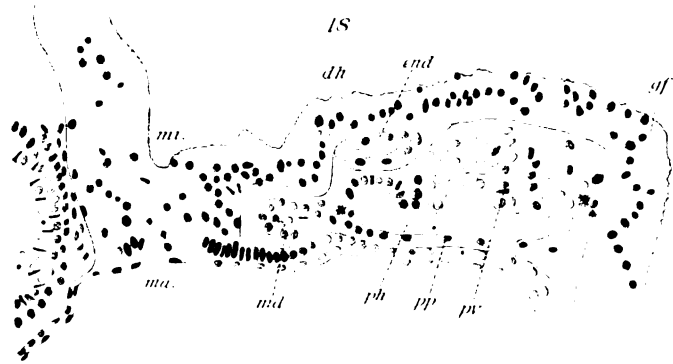
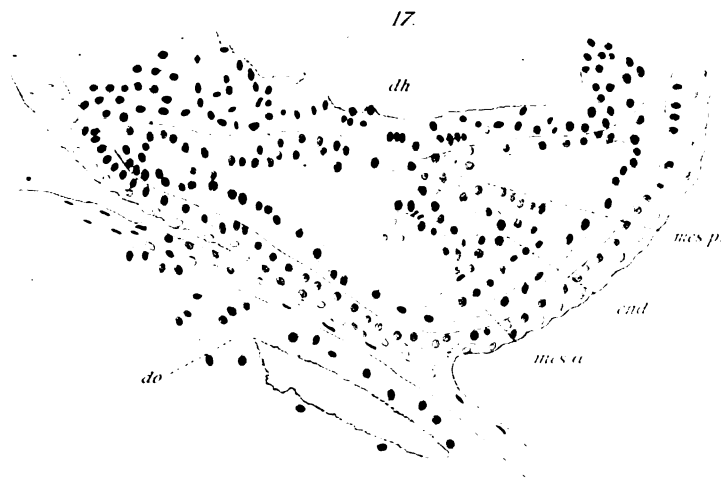
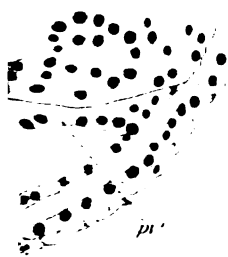
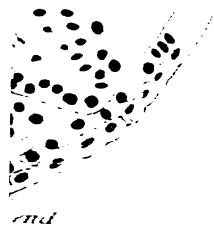
1747

1747

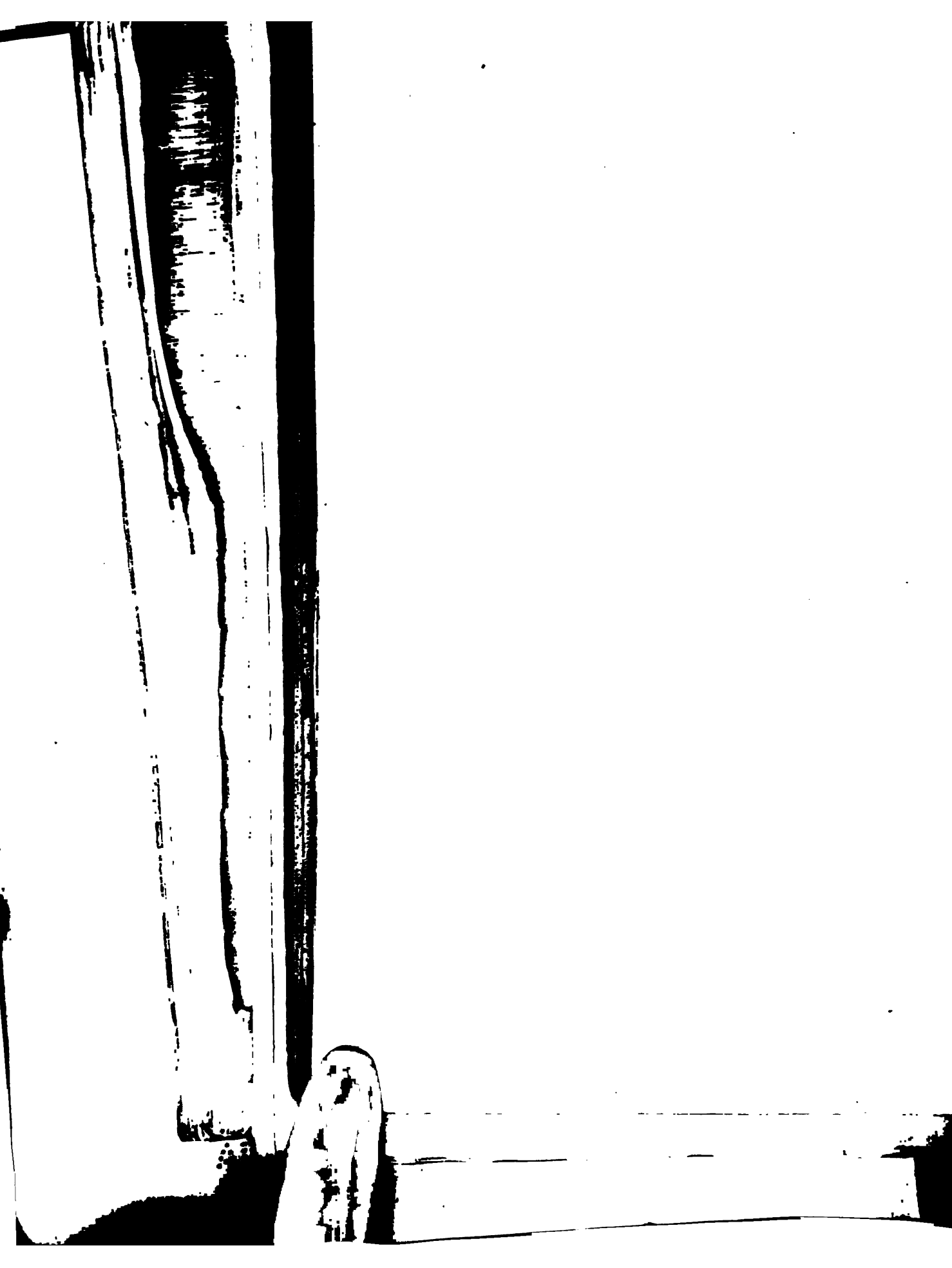












H. Camp  
Dec. 1914.

12

te





Recd. 5757<sup>5</sup> 10630003

F. C. Carr

Dec. 1914

Statute - Union system

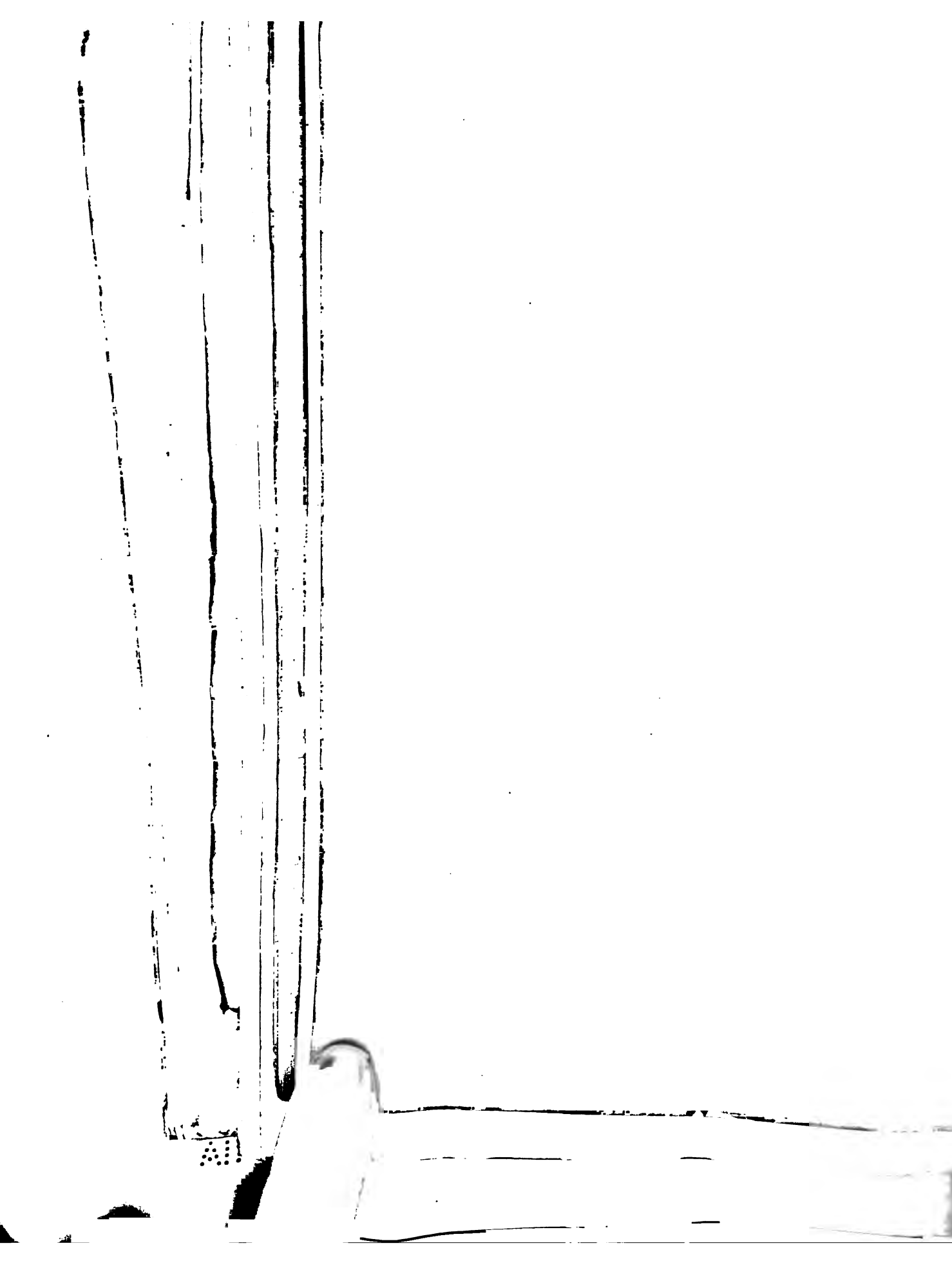
Amphib.

1867

7

12

te





Beiträge zur vergleichenden Anatomie und  
Entwicklungsgeschichte des Venensystems der  
Amphibien und Fische.

Von

**Dr. Ferdinand Hochstetter,**

Prosektor am I. anatomischen Institut in Wien.

Mit Tafel II—IV und 7 Holzschnitten.

Einleitung.

Belungene Injektionsversuche des Venensystems bei den nackten  
Amphibien hatten mich dazu geführt, dem Gegenstande meine Auf-  
merksamkeit zuzuwenden.

In den Hand- und Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie  
kam nur äußerst wenig über das Venensystem der Amphibien  
vor, und, wie ich später fand, war auch das Wenige zum Theil  
unrichtig. Ich studirte nun die einschlägige Litteratur und fand,  
allerdings vielfach recht genaue Angaben, wie die von HYRTL  
über *Hypobdion Laurentii*, von RUSCONI über *Salamandra macu-*  
*lata*. vorliegen, dass aber trotzdem ein genaueres Studium des  
Venensystems der Amphibien gewiss manches neue und interessante  
Resultate liefern müsste. Indem ich mich immer mehr in den Gegen-  
stand vertiefte, erschien es mir wünschenswerth, mich auch über  
das Venensystem der Fische und das, was in der Litteratur darüber  
vorhanden war, genauer zu orientiren.

Hier stieß ich nun auf eine große Lücke. Über das Venen-  
system und insbesondere über die Cardinalvenen und das Nieren-  
system der Knochenfische fand ich sehr genaue Angaben

- h. Comp.  
Dec. 1914.

12

te

bei HYRTL und die Arbeit JOURDAINS über das Nierenpfortsystem erschöpften ihren Gegenstand mit Rücksicht auf die Selachier und Teleostier ziemlich vollständig. Auch das Venensystem der Cyclostomen wurde, wie es scheint, in erschöpfender Weise von RATHKE, RETZIUS und JOHANNES MÜLLER untersucht und beschrieben.

Über das Venensystem der Selachier aber fand ich, abgesehen von den Beobachtungen, welche JOURDAIN über ihr Nierenpfortsystem mittheilte, keinerlei Angaben in der Litteratur verzeichnet. Dieser Umstand veranlasste mich, eine Reihe von Formen der Lungenmolobranchier, so weit mir solche an der Zoologischen Station in Triest zur Verfügung gestellt werden konnten, auf ihr Venensystem eingehend zu untersuchen. Erst spät, nachdem ich schon mit meinen Untersuchungen fast zu Ende war, fiel mir ein Verzeichnis sämmtlicher Arbeiten von ROBIN in die Hände, in welchem ich die Angaben einer Reihe von Arbeiten vorfand, die auf den Gegenstand meiner Untersuchungen Bezug hatten. Leider war es mir trotz vieler Bemühungen unmöglich, sämmtliche einschlägige Arbeiten ROBIN's zu erhalten und manche meiner Befunde dürften bereits viel früher von ROBIN beschrieben worden sein; wo mir jedoch, wie z. B. bei Raja die Angaben ROBIN's bekannt wurden, habe ich dies ausdrücklich erwähnt. Da jedoch die Arbeiten ROBIN's in der Litteratur nicht in der Berücksichtigung gefunden haben, schien es mir wünschenswert, das, was ich über das Venensystem der Selachier gefunden habe, in das des Eingehenderen mitzuthemen auch auf die Gefahr hin, man könnte von dem genannten Forscher bereits Gefundene zu wiederholen, so mehr, als mir die Verhältnisse des Venensystems bei den Lungenmolobranchiern für die Erklärung der gleichen Verhältnisse bei Amphibien wichtige Anhaltspunkte zu bieten scheinen.

Der Aufenthalt am Meere bot mir auch ziemlich reichliche Gelegenheit, das Venensystem der Teleostier zu studiren, doch stimmen das, was ich fand, so ziemlich mit den bereits vorhandenen Angaben überein und so waren diese Untersuchungen mehr dazu angethan, meine Kontrolle für die Richtigkeit der Angaben Anderer zu dienen.

Bei diesen Untersuchungen hatte ich mein Hauptaugenmerk auf bestimmte Theile des Venensystems gerichtet, nämlich auf die hinteren Cardinalvenen und die mit ihnen direkt oder indirekt zusammenhängenden Venenstämme bei den Fischen und auf die hintere Hohlvene und die Pfortader bei den Amphibien, und wie es scheinbar so grundverschiedenen Gefäße die Cardinalvenen und die Hohlvenen von einander abzuleiten wären. Bald aber, nachdem



den Verhältnissen, wie sie das Venensystem bei den Fischen  
et, genauer bekannt geworden war, sah ich das Fruchtlöse  
er Bemühungen ein, aus der einfachen Vergleichung der aus-  
deten Formen des Venensystems bestimmte Schlüsse ziehen zu  
en. Ich begann nun auch die Entwicklung des Venensystems  
den Amphibien, dann aber auch bei den Selachiern und Tele-  
rn zu verfolgen.

Über die Entwicklung des Venensystems bei den Amphibien  
n sich allein ausführliche Angaben bei GOETTE über die Ver-  
isse bei Bombinator, welche speciell die Frage der Hohlvenen-  
ng in ausführlicher und richtiger Weise behandeln, und eine  
be bei RUSCONI die Dotterdarmvene bei Salamandra maculosa und  
Weiterentwicklung betreffend. Über die Entstehung der übrigen  
nstämme bei den Urodelen war jedoch nichts bekannt und ich  
nn daher die Entwicklung des Venensystems an Embryonen von  
mandra atra, welche mir wegen des geringen Nahrungsdotters  
iese Zwecke sehr geeignet erschienen, zu untersuchen, zugleich  
rollirte ich jedoch auch die Angaben GOETTE's an Embryonen  
Larven von Rana, wo ich die Verhältnisse mit denen bei Bom-  
tor beschrieben übereinstimmend fand. Die erste Entwicklung  
Venenstämmen bei den Elasmobranchiern wurde von BALFOUR  
rsucht und beschrieben und ich konnte mich von der Richtigkeit  
r Angaben überzeugen, untersuchte aber auch ältere Elasmob-  
chierembryonen mit Rücksicht auf die weitere Entwicklung der  
nstämme.

Die Entwicklung des Venensystems der Teleostier wurde nur  
eine einzige Form (Coregonus Palea) von VOGT durchgeführt,  
übrigen Arbeiten von RATHKE, BAER, LEREBoullet beziehen  
nur auf spätere Stadien der Entwicklung und berücksichtigen  
ersten Anfänge derselben gar nicht, so dass es mir auch hier  
ehenswerth erschien, die Verhältnisse selbst eingehender an den  
ryonen der Forelle zu untersuchen.

So kam ich denn dazu, meine Untersuchung des Venensystems  
die Fische und Amphibien, so weit mir dies überhaupt bei der  
en Schwierigkeit der Beschaffung des Materials und der Mannig-  
keit der Formen möglich war, auszudehnen. In der vorliegen-  
Arbeit theile ich nun die bei meinen Untersuchungen gewonnenen  
itate mit. Diejenigen Arbeiten, welche ich dabei benutzte,  
n überall an den entsprechenden Stellen Erwähnung, außerdem  
ich aber dem Schlusse meiner Arbeit ein möglichst vollstän-

h. Corp.  
J. C. 1914

12

te



diges Verzeichnis der über das Venensystem der Fische und Amphibien veröffentlichten Abhandlungen angefügt.

Ich habe für das Venensystem der Fische und Amphibien, weit dies für mich in Betracht kam, den Vergleich durchgeführt und die Verhältnisse bei den Amphibien auf die bei den Fischen speciell bei den Selachiern zurückzuführen getrachtet, habe jedoch vollständig vermieden, eine Vergleichung für das Venensystem der Amnioten auszuführen. Grund hierfür war mir die Überzeugung, dass das, was über die Entwicklung der gerade hier in Betracht kommenden Abschnitte des Venensystems der Amnioten bekannt ist, viel zu wenig ist, um zu brauchbaren Resultaten zu gelangen. Es wurde aber auch durch diese Überzeugung dahin geführt, die Untersuchung der Entwicklung der entsprechenden Theile des Venensystems der Amnioten zu beginnen und behalte mir vor, nach Beendigung dieser Untersuchungen zugleich mit den Mittheilungen der gewonnenen Resultate eine Vergleichung für sämtliche Wirbelthiergruppen durchzuführen.

Was die Methode bei der anatomischen Untersuchung anbelangt, so bestand dieselbe, wie bei den Elasmobranchiern, wo die Bestimmung der Weite der Venen und der Dicke ihrer Wandung leicht zu bewerkstelligen war, in der einfachen Zergliederung mit Schere und Messer. Bei allen untersuchten Formen aber wurde die Injektion mit einer Kittmasse vorgenommen. Die angewendete Injektionsmasse, die von TEICHMANN angegebene kalt zu injicirende Kittmasse, ist gerade für vergleichend angiologische Untersuchungen das Beste, was sich leisten im Stande ist, und ich kann das Lob, das TEICHMANN der von ihm erfundenen Injektionsmasse in seiner Schrift bewusster Weise spendet, nur vollinhaltlich bestätigen. Besonders die Injektion der Venen bei Knochenfischen und bei den Amphibien bewies die TEICHMANN'sche Masse ihre großen Vortheile. Injektionsmassen waren von vorn herein ausgeschlossen, weil die lästige Vorwärmen und alle weiteren ziemlich umständlichen Manipulationen, welche dabei nothwendig sind, einen günstigen Erfolg der Injektion von vorn herein fraglich erscheinen ließen, und weil kalt zu injicirenden Massen liefern nie so schöne und vollständige Präparate, wie man solche durch die Kittmasse herzustellen im Stande ist, abgesehen davon, dass die so hergestellten Präparate in Alkohol aufbewahrt, durch lange Zeit in voller Schönheit erhalten. Um die Entwicklung der Venenstämme zu studiren, wurde zumeist möglichst vollständige Schnittserien durch verschiede-

hergestellt, eine Methode, welche für die meist ganz  
tigen Embryonen und Larven der Amphibien benutzt  
ste und vielfach nicht zum Ziele führen konnte, weil die  
auf dem Querschnitte nur dann sich deutlich ersichtlich  
nn ihre Höhlung von Blutkörperchen erfüllt war; bestand  
Gegentheil, so waren die Gefäßwände kollabirt und das  
ines Gefäßes durch mehrere Schnitte hindurch unmöglich.  
es, wie bei den ziemlich durchsichtigen Embryonen der  
glich war, wurde der ganze Embryo unter das Mikroskop  
d der Verlauf der Gefäße entsprechend der Blutströmung  
ber auch hier musste zur Entscheidung einzelner Fragen  
hode der Schnittserien zurückgekommen werden.

### Fische.

tes Material:

#### Selachier:

thias vulgaris,	Raja myraletus,
elus laevis,	Raja clavata,
ium catulus,	Trygon pastinaca,
tina angelus,	Myliobates Aquila,
Schultzi,	Torpedo marmorata.

#### Ganoidei.

Accipenser Sturio.

#### Teleostei.

vulgaris,	Solea vulgaris,
us,	Crenilabrus pavo,
rio,	Serranus scriba,
garis,	Uranoscopus scaber,
carpio,	Scomber scombrus,
oma nasus,	Cepola rubescens,
ombus unimaculatus,	Lophius piscatorius,
passer,	Mugil cephalus.

ie Verhältnisse des Venensystems bei den Cyclostomen  
eine Untersuchungen anstellen können und muss daher  
tägliche Arbeiten von RATHKE, RETZIUS und JOHANNES  
rweisen. Nach RATHKE sind bei Petromyzon die beiden



hinteren Cardinalvenen von gleicher Stärke, die Genitalvenen den unter Vermittelung eines sinusartigen Behälters, welcher den Genitalvenensinus bei den Rochen entsprechen dürfte, in die Cardinalvenen. Die Pfortader liegt in der den Darm durchziehenden Falte. Bei den Myxinoiden herrscht nach den Angaben von ROBIN und JOHANNES MÜLLER eine hochgradige Asymmetrie. Die linke Cardinalvene ist als direkte Fortsetzung der Caudalvene entwickelt, während die rechte äußerst schwach ist, durch ein mäßiges Querstämmchen mit der linken anastomosirt, mit dem sie aber wegen des Mangels eines rechten Ductus Cuvieri nicht verbunden tritt. Die Pfortader liegt bei den Myxinoiden dorsal vom Darm im Gekröse und nimmt außer den Darmvenen sämtliche Genitalvenen auf. Jedenfalls muss man die Verhältnisse des Venensystems bei Petromyzon wegen der vorhandenen Symmetrie der hinteren Cardinalvenen und wegen der eigenthümlichen Lage der Pfortader als die ursprünglicheren ansehen, während die Verhältnisse bei den Myxinoiden einerseits wegen der Störung der Symmetrie andererseits wegen des Vorhandenseins einer dorsal vom Darm gelegenen Pfortader als hochgradig modificirte zu betrachten sind.

### Selachier.

Von den untersuchten Formen zeigt (vide umstehendes Schema) *Spinax Acanthias* (Ac. vulg.) bei Weitem die einfachsten Verhältnisse des Venensystems. Wie bei allen Selachiern besteht auch bei diesem Thiere ein Nierenpfortadersystem. Für die Rochen hat bereits ROBIN die Existenz eines solchen nachgewiesen, und JOURDAIN für eine Reihe von Haien und Rochen, dagegen widerspricht sich bei STANNIUS die Angabe, dass die beiden Äste der Caudalvene sich direkt in die Cardinalvenen fortsetzen, und auch HYRTL ist dieser Ansicht gewesen zu sein<sup>1</sup>.

Die Caudalvene theilt sich, an der Niere angelangt, in zwei gleich starke Äste, welche an der dorsalen Fläche der Niere auf jederseits von der diese beiden Organe in der Medianebene durchlaufenden von einander trennenden Furche, kopfwärts verlaufend, von jedem Nierenlappchen einen Zweig abgeben, welcher sich dann in eine große Menge von Zweigchen theilt. Die Venen der Nieren des Rumpfwand sammeln sich zu Stämmchen, welche zwischen

<sup>1</sup> Vide auch GEGENBAUR, Grundzüge der vergl. Anatomie.

gmenten den äußeren Rand der Nieren erreichen und sich ventralen Fläche in ein Gefäßnetz auflösen, außerdem an einander durch feine am Außenrande der Nieren verlaufende Zweigchen anastomosiren. Das Netz, in welches die zentralen Nierenvenen sich auflösen, durchsetzt mit verhältnismäßig feinen Kapillaren (nach JOURDAIN  $\frac{1}{10}$  —  $\frac{1}{5}$  mm) die Nieren so, dass daraus leicht erklärlich, dass bei der Injektion der Venen mit Silber oder einer anderen leichtflüssigen Masse sich sowohl das advehentes als revehentes der Niere leicht füllen und der direkte Übergang der Caudalvene in die Cardinalvenen vorzukommen.

Die Cardinalvenen (*Cp*), welche das Blut aus den Nieren und Nierenhilfsdrüsen dem Herzen zuführen, sind verschieden an Zahl und Länge. Die rechte, stärkere beginnt am hinteren Ende der Niere und nimmt dort die rückführenden Venen beider Seiten auf; die linke, schwächere entspringt dagegen erst aus dem hinteren Mittel der linken Niere.

Die Cardinalvenen liegen ventralwärts am Innenrande der Nieren von einander getrennt durch die zwischen sie eingelagerten Nierenhilfsdrüsen mit einander, wie dies bei vielen Knochenfischen der Fall ist, durch Queranastomosen in Kommunikation zu stehen. In der Mitte des Kopfende der Nieren erreicht haben, erweitern sie sich bedeutend und weichen scheinbar in einem Bogen nach dorsal und ventralwärts dem zwischen ihnen durchtretenden Ösophagus; in der That ist es nur die laterale Wand der Erweiterung, welche in der beschriebenen Weise vorgebaucht erscheint, während die medialen Wände der beiden Erweiterungen, welche die Nierenhilfsdrüsen umgeben, in der Einfachheit halber weiterhin (*Cvs*) als Cardinalvenensinus bezeichnet werden. In der Medianebene dorsal vom Ösophagus anastomosiren sie und bilden ein medianes Septum, welches eine Kommunikationsöffnung, eine Verbindung zwischen beiden Sinus herstellend, besitzt. Kopfwärts verengert sich der Sinus ziemlich rasch und mündet nach Aufnahme der Nierenhilfsdrüsenvenen und der Seitenvene mit der vorderen Cardinalvene in den Sinus venosus.

Die V. renales revehentes münden in die Cardinalvenen, zunächst in die rechte, die Venen der Enddarmdrüse<sup>1</sup> in das Gekröse, dann zum größeren Theil in die rechte, zum

<sup>1</sup> Nierenförmige Drüse, LEYDIG.



kleineren in die linke die Venen des Mesenterialvenennetzes, die die Intestinalarterien begleitenden und umspinnenden, welche, zugleich dem Laufe der Arterien folgend, mit den Pfortaderzweigen Anastomosen eingehen. In die Cardinalvenensinus gehen durch zahlreiche in ihrer Wand vorhandene Öffnungen die Venen der Ovarien oder Hoden und die Venen des den Ösophagus umspinnenden Venennetzes.

Im Mesenterium befindet sich ein reich entwickeltes Venennetz, welches am freien hinteren Rande an der Wurzel und an der dem Magen angrenzenden Partie des Gekröses am dichtesten entwickelt ist und mit den die Eingeweidearterien umspinnenden Venen in Zusammenhang steht; dem entsprechend findet der Abfluss des Blutes aus diesem Netze einerseits längs der Gekröswurzel direkt in die Cardinalvenen, andererseits in die Ösophagusvenen statt. Dieses Mesenterialvenennetz wird von JOURDAIN bereits aber nur kurz erwähnt, ohne dass etwas Genaueres darüber angegeben wäre.

Der Ösophagus wird dicht umspunnen von einem Venennetze, welches sich ziemlich scharf am Übergange des Ösophagus in den Magen begrenzt und nur spärliche Anastomosen mit den Magenzustromadern der Pfortader eingeht. Das Netz selbst besteht aus unzähligen zwischen der Achse des Ösophagus parallel verlaufenden Venen, welche unter der Serosa, als auch in der Mucosa reichliche Anastomosen unter einander eingehen, dabei ist das Netz so dicht, dass es beim zusammengezogenem Ösophagus auch nicht den geringsten Spalt der Ösophaguskulatur durchscheinen lässt.

Neben den Venae subclaviae münden caudalwärts von jeder Seite in die Cardinalvenen, die Seitenvene. In der Regel hielt diese beiden Gefäße, welche bei allen Selachiern vorzukommen scheinen, da sie sich wegen der an ihrer Einmündungsstelle vorhandenen Klappen von den Cardinalvenen aus nicht füllen können. Für Lymphgefäßstämme, kam aber bald von dieser irrigen Meinung zurück, nachdem er in ihnen Blut vorgefunden hatte. Diese Gefäße wurzeln in einem Venennetze, welches die Kloake umgibt und mit den Pfortaderzweigen des Enddarmes anastomosiert. In diesem Netze gehen rechts und links die beiden Venen ein, welche angeschlossen an die dorsale Fläche des Beckenknorpels zunächst die Vene der hinteren Extremität aufnehmen und hierauf, nach Biegung, geradeaus kopfwärts verlaufen und auf diesem Wege die Venen der Bauchmuskeln aufnehmen.

Die Lebervenen (L) bilden zwei große Stämme, entspre-

Leberlappen, welche im Kopfe der Leber spindelförmig, einige kleinere Äste aus dem mittleren Leberlappen und mittels zweier, im Verhältnis zur Größe der Gänge kurzer Kanäle knapp zu beiden Seiten der Medianen Sinus venosus einmünden. Die Pfortader entspringt aus dem Enddarme, wo sie mit den Wurzeln der Leberlappen anastomosiert. Der eine Stamm liegt ventral, der andere dorsal am Darm und beide stehen unter einander durch

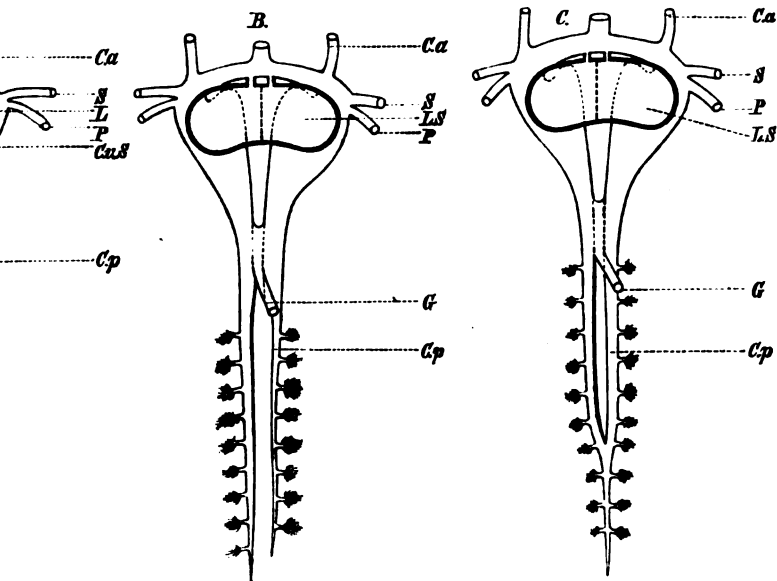
**Fig. 1.**

### Schema der großen Venenstämme.

anthias.

**Mustelus laevis.**

**Scyllium catulus.**



dinalis anterior,  
 dinalis posterior,  
 alvenensinus,

S V. Subclavia,  
P Seitenvene,  
L Lebervene,

LS Lebervenessinus,  
G Genitalvene.

tomosen in Verbindung. Der ventrale Stamm gelangt frei an die Milz und das Pankreas ziehend, und die er Gebilde aufnehmend, an die dorsale Fläche des Ma-  
echt in den Hauptstamm der Pfortader über. Der dorsale  
läuft längs des Darmes kopfwärts in einer Spirale, so  
der Nähe des Pylorus bereits ventral gelegen ist, nimmt  
milzvene auf und zieht schließlich dorsal am Pylorus  
in den Pfortaderstamm einzumünden.

Der Pfortaderstamm selbst nimmt eine Dünndarm- und eine starke Magenvene auf, um dann in die Leber eintretend, in eine Reihe von Stämmen zu zerfallen. Das Gebiet der Pfortader wird mit den Stammesvenen auf dreierlei Weise zusammengefasst, einerseits in der Nähe der Kloake mit den Wurzeln der Seitenvenen, zweitens durch die die Eingeweidearterien begleitenden Venen mit den Mesenterialvenen, und drittens durch die Magenvenen mit dem Celiacusnetz.

*Mustelus laevis* (vgl. die Abbildung und das Schema) unterscheidet sich bezüglich des Nierenpfortadersystems ganz ähnlich wie *Acanthias*, auch die beiden Cardinalvenen sind wie dort von ungleicher Stärke. Die Cardinalvenensinus sind ähnlich gestaltet, besitzen jedoch eine blindsackförmige kurze Ausstülpung, welche derart nach oben kopfwärts verlängert erscheinen lässt. Die Innenseite der lateralen Wand des Sinus trägt eine Reihe von unregelmäßig vorspringenden sehnigen Leisten und zwischen denselben flachere und tiefere Einsenkungen. Die medialen Wände der beiden Sinus treten nicht zu einem einfachen medianen Septum an einander, sondern zwischen denselben ein spaltförmiger Hohlraum eingeschoben, in welchen die Harnleiter der Hoden oder Ovarien einmündet. Dieser Hohlraum steht mit beiden Seiten hin durch eigenthümlich gegitterte Öffnungen mit beiden Cardinalvenensinus in Kommunikation. Die oben als Mesenterialvene der Ovarien oder Hoden bezeichnete Vene bezieht auf das Blut nicht nur mit mehreren Ästen aus diesen Organen, sondern nimmt auch die Venen aus den ihr benachbarten Theilen des Mesenterialvenennetzes, welches aber außerdem an der Wurzel des Gekröses mit dem Nierenabschnitte der Cardinalvenen zusammenhängt, und eine Vene aus der Enddarmdrüse auf, welche bei *Acanthias* die Venen dieses Organs direkt in die rechte Cardinalvene einmünden. Der Mesenterialvenenplexus ist hier weniger mächtig als bei *Acanthias*. Der Ösophagealplexus ist kürzer und womöglich noch dichter als dort.

Die Seitenvenen haben dasselbe Ursprungsgebiet und dieselben Verlaufsverhältnisse wie bei *Acanthias*.

Wichtige Differenzen ergeben sich jedoch bezüglich der Seitenvenen, diese münden nämlich in einen sackartigen Sinus, welcher auf der vorderen konvexen Fläche der Leber aufsitzt, dorsal aber mit der Wand des Cardinalvenensinus fest verbunden ist, ohne dass diese beiden Sinus mit einander communiciren würden. Dieser Lebervenensinus (*LoS*), wie ich ihn weiter nennen will, ist



nes gitterförmig durchbrochenes Septum in zwei gleichtheilungen getheilt, in welche die Venen je einer Leberarterie entsprechen. An der Innenfläche der Wandungen dieses Sinus liegen allenthalben sehnige Balken vor, welche der Wand als Stützen dienen scheinen und eine übermäßige Ausdehnung des Sinus verhindern können. Die Mündung des Lebervenen sinus in den Sinus venosus erfolgt durch zwei knapp neben der Mitte gelegene Oefnungen, welche analog sein dürften der Verengung an der Mündung der Lebervenen bei Acanthias, während jeder Abtheilung des Sinus venosus hier die Erweiterung der beiden Leberarterien entsprechen dürfte.

Der Nierenpfortader verhält sich im Wesentlichen ähnlich wie bei Acanthias, nur zerfällt sie bereits vor ihrem Eintritte in die Leber in zwei große Äste, von denen jeder in einen Leberlappen eintritt. Die Verhältnisse bei Scyllium catulus (vgl. das Schema) entsprechen fast vollständig denen bei Mustelus und nur in einem Punkte steht eine wesentliche Verschiedenheit, nämlich in Bezug auf den Nierenabschnitte der Cardinalvenen. Die Cardinalvenen entspringen nämlich am Caudalende der Nieren aus einem einfach verzweigten Stamm, welcher Äste aus beiden Nieren aufnimmt, als solcher der Länge des hinteren Drittels der Nieren verläuft und sich dann in die beiden gleich starken Cardinalvenen zu vereinigen. Im Widerspruche mit dem Gesagten stehen die Angaben von JOURDAIN, welcher zwar von einer Vena card. communis spricht, aber nur das Anfangsstück der rechten Cardinalvene im Auge hat, während er die linke separat aus der linken Niere entstehen lässt. Allerdings bei den zwei früher besprochenen Formen der Nierenpfortader. In Bezug auf das Verhalten der Venen der Hoden oder der Enddarmmanhangsdrüse steht Scyllium zwischen Acanthias und Mustelus, indem hier die Venen der Enddarmmanhangsdrüse am hinteren Abschnitte der Hoden oder Ovarien direkt in die Mündung der Cardinalvenen einmünden. Die Vene, aus dem hinteren Theile der Geschlechtsdrüsen stammend, mündet so ein in Mustelus, doch ist der spaltförmige Hohlraum zwischen beiden Arterien verhältnismäßig kleiner und die Kommunikationsöffnungen mit den Cardinalvenen stärker gegittert.

Bei Scyllium angelus erscheint das Nierenpfortadersystem etwas anders als bei den früheren Formen (s. darüber auch JOURDAIN), indem die beiden Äste, in welche die Caudalvene sich spaltet, nicht am hinteren sondern an der dorsalen Fläche der beiden

- 5 - Comp.  
2. 1914

12

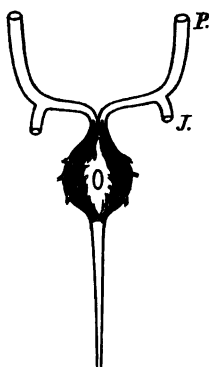
te



Nieren verlaufen, sondern sich an deren äußere Kanten halten. Dort auch die Musculoparietalvenen (JOURDAIN) aufnehmen. In übrigen Punkten gleichen die Verhältnisse der Cardinalvenen. Lebervenen hier denen bei *Acanthias* ziemlich vollkommen, ein Theil des Mesenterialvenennetzes, nämlich der dem Darm nächst liegende, in das Gebiet der Pfortader mit einbezogen.

Das Wurzelgebiet der Seitenvenen erscheint in eigenthümlicher Weise größer wie bei den anderen Formen. Eine Vene nämlich, welche am Schwanze in der Mittellinie unmittelbar unter der Kloake gelegen ist und aus derselben ihr Blut bezieht, theilt sich

Fig. 2.

*Squatina angelus.*

Wurzeln der Seitenvenen.

P Seitenvene,

J Vene der hinteren Extremität.

Nähe der Kloake angelangt in zwei ganz verschiedene Stämme, welche sich sofort in ein die Kloake umspinnendes Netz auflösen, welches in beiden Seiten der Kloake sichtbaren fadenförmigen Wülste eingelagert ist. Aus diesem Netze gehen zwei Äste hervor, welche sich auch auf den untersten Abschnitten des Darmkanales erstreckt und mit Pfortader zweigen anastomosirt, gehen die beiden Seitenvenen hervor, welche sich im Übrigen ähnlich verhalten, wie bei den früher beschriebenen Formen.

Über die Verhältnisse des Venensystems der Rochen, vorzugsweise der Familie *Raja*, vertheilt von ROBIN eine Reihe von Notizen, welche in genauer und ziemlich erschöpfender Weise die Verhältnisse bei diesen Thieren behandeln. Diese Notizen haben jedoch, wie es scheint, in der Litteratur keinen Eingang gefunden, denn nirgends fand ich citirt und nur einem Zufalle verdanke ich die Kenntniss ihrer Existenz.

Die Angaben ROBIN's stimmen mit dem, was ich gefunden, vollständig überein.

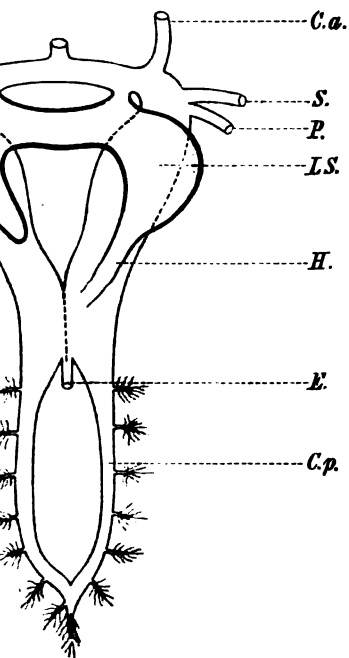
Bei den untersuchten Vertretern der Familie *Raja* (vgl. Schema) verhalten sich die Venen übereinstimmend ungefähr gendernmaßen.

Die Caudalvene theilt sich wie bei den Haien (JOURDAIN) in zwei Zweige, welche an der dorsalen Seite der hinteren Abschnitte der Cauda verlaufend als zuführende Nierenvenen fungiren. Zuführende Nierenvenen sind außerdem die vorderen Musculoparietalvenen, welche an der Dorsalseite des vorderen Nierenabschnittes gele-

tamm einmünden, welcher seine Zweige an die Niere abgibt, in Ästen der Caudalvene aber und mit den hinteren Musculo-venen durch größere Anastomosen nicht zusammenhängt. Die Nierenvenen (*Cp*) hängen am caudalen Ende der Nieren über der Mittellinie durch eine bogenförmige Anastomose mit einander zusammen und verlaufen dem medialen Rande der beiden Nieren angeschlossen

Fig. 3.

Raja.

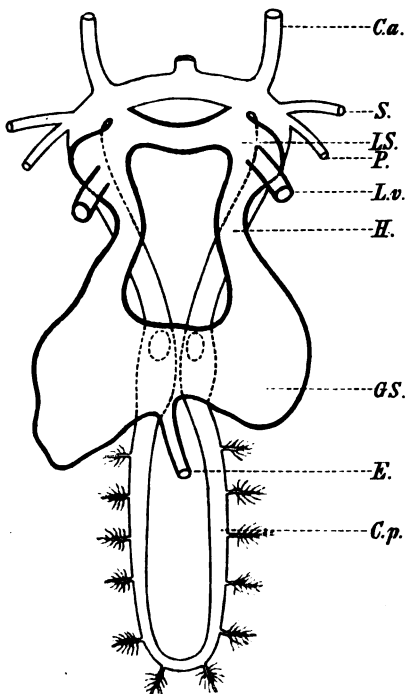


Cardinalis anterior,  
Cardinalis posterior,  
Clavia,  
Vene.

*LS* Lebervenen-sinus,  
*Lv* Lebervene,  
*Gs* Genitalvenen-sinus,  
*E* Vene der fingerförmigen Drüse.

Fig. 4.

Torpedo Galvani.



*H* Verbindung des Lebervenen-sinus mit dem Genitalvenen-sinus oder der Cardinalvene.

orts, sie sind von nahezu gleich starkem Kaliber. Am Kopf-er Nieren nähern sie sich, jedoch nicht bis zur Berührung-ände; nachdem sie die Nieren verlassen haben, erweitern sie-er ganz mäßig, keineswegs in so hohem Grade, wie dies bei-ien der Fall ist, divergieren in ihrem Verlaufe etwas nach-um dann mit einer Krümmung nach innen und ventralwärts,-cht wieder zu verengern und nach Aufnahme der Seitenvenen

und Subclavien in den Ductus Cuvieri einzumünden. Am Kopf der Nieren, an der Stelle, wo sie einander am nächsten liegen, münden die Cardinalvenen von einem sinusartigen Blutbehälter (Abdominalreservoir von ROBIN, welches übrigens bereits von MONRO beschrieben war) überlagert, mit welchem sie jederseits durch eine Kommunikationsöffnung zusammenhängen. Dieser venöse Sinus gehört den Geschlechtsdrüsen an und besteht entsprechend der allgemeinen Anlage dieser Organe aus zwei Abtheilungen oder Säcken, welche zu beiden Seiten der Wirbelsäule gelagert sind und welche die Keimdrüsen seitlich aufsitzen. Die beiden Säcke hängen mit der Wirbelsäule durch eine relativ schmale Kommunikation zusammen und besitzen kopfwärts je einen Fortsatz, welcher, indem er sich an die dorsale Kante eines jeden der beiden Leberlappen anlegt, in den Lebervencensinus übergeht. Der rechte Sack ist bedeutend größer und weiter als der linke und erstreckt sich caudalwärts bis zur Mündung der Enddarmmanhangsdrüse, deren ziemlich starke Vene in eine Vertiefung dieses rechten stärkeren Sackes einmündet. Gefüllt mit Blut sitzen die beiden Säcke eine unregelmäßig höckerige Oberfläche vor, wodurch hervorgerufen, dass das Innere der Säcke von einer Anzahl feinerer Sehnenfäden durchzogen wird, welche die dorsale Wand mit der ventralen verbinden und ein allzu starkes Auseinanderweichen der beiden verhindern. Ist nun der Sinus stark mit Blut oder Injektionsmasse erfüllt, so erscheinen die Ansätze der Sehnenfäden eingezogen, während sich die übrigen Partien der Wand hervorwölben. Die Kommunikation zwischen den beiden Säcken ist bei einigen Formen (R. Schultzii) ganz frei und ein durchbrochenes Septum, in welchem eine starke Intestinalarterie verlaufen soll, wie dies ROBIN angiebt, konnte nicht nachgewiesen werden, oder der Kommunikationsraum über der Wirbelsäule schließt sich (Trygon) gegen die beiden Säcke durch vorspringende Fortsätze ab, so dass gewissermaßen eine mittlere Zelle entsteht, von der durch je eine links und rechts in ihrer dorsalen Wand angebrachte Öffnung die Kommunikation mit den beiden Cardinalvenen hergestellt wird. Während diese Kommunikationsöffnungen bei einigen Formen einfach erscheinen, sind sie bei anderen durch starre Brücken in mehrere Öffnungen getheilt. In die beiden Säcke münden außer der Vene der Enddarmmanhangsdrüse jederseits die meisten zahlreichen Venen der Hoden oder Ovarien. Die Lebervenen münden ähnlich, wie bei Mustelus und Scyllium in einen der kopfwärts anliegenden sackartigen Sinus. Dieser Lebervene

zwei Abtheilungen, von denen je eine der entsprechenden aufsitzt, und die durch eine zur Weite der beiden Säcke häufig enge Kommunikation mit einander zusammenhängen. In beiden Abtheilungen legt sich, indem sie sich allmählich verdorsalen Kante des entsprechenden Leberlappens an und oben beschriebenen Fortsatz des Genitalsinus über. Der Blut aus dem Lebervenen sinus in den Sinus venosus durch zwei verhältnismäßig sehr enge Kanäle, welche nicht parallel, sondern divergirend kopfwärts ziehen, die Einmündungsstellen im Sinus venosus weiter aus einander, als dies bei den Haien der Fall ist.

Lebervenen verhalten sich in jeder Beziehung wie bei den Haien. Am Ösophagus konnte ich eben so wenig wie bei den Haien nachweisen.

Bei Raja (vgl. das Schema) stimmt wieder in einer Reihe von Punkten mit den übrigen Rochen nicht überein. Die zuführenden Lebervenen verhalten sich ähnlich wie bei Raja, dagegen entstehen die beiden Cardinalvenen aus einem kurzen gemeinsamen Stamme. Dabei erscheint die linke häufig stärker als die rechte. Am Ösophagus angelangt, erweitern sich die beiden Cardinalvenen gabelförmig und vereinigen sich mit ihren medialen Wänden; die Vereinigungen sind dort am weitesten, wo der Ösophagus zwischen den Venen verläuft. Die dorsal vom Ösophagus mit einander verwachsenen Wände der beiden Cardinalvenen bilden zwischen ihnen einen Sinus, welches in seinem hinteren Abschnitte mehrfach durchsteht. Von außen erscheinen die beiden Cardinalvenen als zwei getrennte Kommunikationen zwischen beiden vorderen zu einem Gefäße mit einander verschmolzen. Die Vene der Nierenanhangsdrüse inserirt in dem spitzen Winkel zwischen den beiden Cardinalvenen.

Der Lebervenen sinus ist ähnlich gebaut wie bei Raja, nur lagert er sich auf der ventralen Wand vor der Leber jederseits die Geschlechtsdrüse an, welche auch ihr Blut in ihn ergießt, caudalwärts besitzt jede Drüse einen Fortsatz, welcher rechterseits blind endigt und nur mit der rechten Cardinalvene fixirt ist, während der linke Fortsatz mit der entsprechenden Cardinalvene durch eine oder zwei Kommunikationen in der Höhe der Vereinigungsstelle der beiden Venen in Verbindung tritt<sup>1</sup>. Die Innenwand des Lebervenen sinus scheint übrigens auch fehlen zu können.

Die Kommunikation scheint übrigens auch fehlen zu können.

- H. C. Comp.  
J. L. 1914

12

te

sinus ist im Allgemeinen glatt, nur die ventrale Wand zeigt b artige Vorsprünge, zwischen welchen die Mündungen der Ven den Ovarien oder Hoden sichtbar sind. Die Pfortader unters sich hier in ihrem Verhalten von dem bei den anderen Roche den Haien durch den Mangel eines ventralen Anfangsstammes.

Wenn wir die besprochenen Formen unter einander vergl so zeigt *Acanthias* gewiss die einfachsten Verhältnisse des Ca venensystems und mit ihm übereinstimmend *Squatina*. Beid meinsam ist die einfache Kommunikation der beiden Cardina am Kopfende der Niere und der Mangel eines Lebervenensin Stelle dessen die beiden Lebervenen innerhalb der Lebersu eine spindelförmige Erweiterung besitzen, dabei münden die talvenen und die Venen der Enddarmdrüse mit zahl Stämmchen direkt in die Cardinalvenen ein. Komplizierter v die Verhältnisse bei *Mustelus* und *Scyllium*, indem die Ca venen sich zwar im Allgemeinen noch so verhalten, wie bei thias, aber die Kommunikation keine so einfache mehr ist wi sondern durch einen zwischen beide Cardinalvenen eingesch venösen Raum vermittelt wird, welcher die Fortsetzung der G vene darstellt. Hinzu kommt noch das Vorhandensein des venensinus, dessen paarige Anlage durch das mediane Septum ches ihn durchzieht, manifestirt wird. Als erste Andeutung solchen Sinus kann die spindelförmige Erweiterung an den venen bei *Acanthias* aufgefasst werden.

Bei Weitem am komplizirtesten gestalten sich die Verhã bei den Rochen. Auch bei *Raja* communiciren beide Cardina über dem Kopfende der Nieren mit einander, aber unter de mittelung des Genitalsinus; scheint dies auch im ersten Aug eine wesentliche Verschiedenheit von den Verhältnissen bei den zu sein, so ist dies bei näherer Betrachtung doch nicht de wenn man bedenkt, dass es bei *Mustelus* und *Scyllium* ja au Genitalvene, bei *Mustelus* verstärkt durch die Vene der Endd hangsdrtse ist, welche die Kommunikation zwischen den beide dinalvenen vermittelt. Stellt man sich nun vor, dass die Gesch drüsen, welche bei *Mustelus* im Vergleich zu *Raja* weit cauda gelegen sind, kopfwärts vorrücken und sich die Genitalvene, jetzt natürlich immer kürzer wird, mit ihren Hauptzweigen erweitert, so werden die beiden Cardinalvenen allmählich au der gedrängt und die Kommunikationsöffnung mit dem eing benen Zwischenraum des Genitalsinus, sei sie nun einfach

jederseits an die ventrale Wand der Cardinalvenen ver-

abweichende Form des Lebervenensinus bei Raja und den überhaupt, denn keiner Form scheint ein solcher zu fehlen, wohl aus der mit der Verbreiterung und Verflachung des einhergehenden Verbreiterung der Leber erklären; ein Trennpunkt zwischen der rechten und linken Abtheilung ist nicht anzuweisen und die Verbindungsstelle zwischen beiden Abtheilungen ist zu einem Kommunikationskanale ausgezogen. Eine so hoch ganz eigenartige Formation ist das Auftreten einer Kommunikation zwischen Lebervenensinus und Cardinalvenen, verbunden durch den Genitalsinus. Diese Kommunikation, welche bei den untersuchten Vertretern der Familie Raja stets vorhanden ist, nach ROBIN bei Raja batis und zwei anderen Formen. Bei Torpedo fehlt ein Genitalvenensinus vollständig, trotzdem besteht eine direkte Kommunikation zwischen linker Abtheilung des Lebervenensinus und linker Cardinalvene, während rechterseits keine solche Verbindung fehlt. Mit dem Wegfall des Genitalvenensinus erklärt sich das einfache Kommunikationsverhältnis zwischen beiden Sinus.

Die Verbindung zwischen Lebervenensinus und Cardinalvenen in der beschriebenen Weise scheint mir als erste Hohlvenenbildung aufzufassen zu können und ich behalte mir vor, auf diesen Punkt bei der Behandlung der Hohlvenenbildung bei den Amphibien noch zurückzugehen.

Seitenvenen kommen bei sämtlichen Formen in gleicher Weise vor, ihr Ursprungsgebiet ist mit Ausnahme von Squatina, wo die Seitenvenen des ganzen Schwanzes mit einbezogen sind, überall gleich, dabei finden sich diese Venen nur bei den Selachiern, während sie bei sämtlichen anderen Fischen fehlen. Es erscheint mir wahrscheinlich, dass diese Venen in der Abdominalvene der Reptilien und der Umbilicalvene der Amnioten ihre Analoga haben, worauf ich hier erst später bei der Besprechung der Abdominalvene der Amphibien eingehen.

Bei Ganoiden erhielt ich nur ein einziges Exemplar von Accipiter zur Untersuchung. Das Nierenfortadersystem verhält sich bei diesem Thier ähnlich wie bei den Haien (von den Besonderheiten, die JOURDAIN anführt, konnte ich nichts nachweisen). Merkwürdig ist hier das Verhalten der Cardinalvenen zu einander, indem die linke hier die rechte an Länge und Größe übertrifft, dabei treten





beide unter einander in keinerlei Weise in Verbindung. Außer den abführenden Nierenvenen münden in sie die Venen der dorsalen Seite der Schwimmblase, während die der ventralen Seite sich in die Aorta ergießen. Die Lebervenen bilden zwei Stämme, welche nebeneinander in den Sinus venosus einmünden.

Das Venensystem der Knochenfische ist weniger interessant im Hinblick auf die Erklärung der Verhältnisse bei den höheren Formen der Wirbelthiere, als vielmehr wegen der großen Verschiedenheit der Formen, in welchen es ausgebildet ist. Diese Verschiedenheit der Form bezieht sich allerdings nur auf einen bestimmten Abschnitt des Venensystems, nämlich auf das Pfortadersystem der Niere, während die Cardinalvenen mit wenigen Ausnahmen alle ziemlich übereinstimmende Verhältnisse darbieten.

HYRTL hat in seiner Arbeit über das uropoetische System der Knochenfische die Verhältnisse der Cardinalvenen eingehend besprochen, und ich habe dem dort Gesagten nach dem, was ich bei den von mir untersuchten Formen gefunden, nichts Neues hinzufügen, und ich citire hier daher die Angaben HYRTL's im Allgemeinen, indem ich bezüglich der Details auf seine Arbeit verweise.

In weitaus der größten Mehrzahl der Formen überwiegt die linke Cardinalvene, gleichviel ob sie die Fortsetzung der Caudalvene oder nicht, an Stärke und Länge über die rechte<sup>1</sup>, welche in einzelnen Fällen sogar gänzlich fehlen kann. Selten sind beide Cardinalvenen von gleicher Stärke, am seltensten überwiegt die rechte Cardinalvene die linke, oder es fehlt die rechte vollständig, wie bei *Gymnotus electricus*. Das Auftreten einer einfachen medianen linken Cardinalvene, wie bei *Centronotus gunnellus*, welche sich erst in der Nähe des Herzens nach rechts hinüber biegt, lässt sich in der That erklären, dass die linke Cardinalvene fehlt, während die rechte in die Medianlinie verschoben ist, was um so mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt, wenn man bedenkt, dass häufig auch in den Fällen, wo die linke Cardinalvene die schwächere ist, die rechte in ihrem Anfangsstücke medianwärts verschoben erscheint. Cardinalvenen sinuös, wie sie bei den Knorpelfischen Regel sind, kommen bei Knochenfischen nicht vor, dagegen finden sich innerhalb des Nierenparenchyms bei mehreren Formen sinusartige Erweiterungen.

<sup>1</sup> HYRTL bringt das Überwiegen der rechten Caudalvene damit in Zusammenhang, dass sie die Fortsetzung der Caudalvene darstellt, was wohl in vielen Fällen, aber nicht für alle Fälle gelten kann.

der rechten, manchmal aber auch beider Cardinalvenen. In manchen Verschmelzungen der beiden Cardinalvenen wie bei den Karpelfischen nicht vor, dagegen hängen die beiden Cardinalvenen häufig durch quer über die Wirbelsäule ziehende Anastomosen miteinander zusammen. Manchmal hängt das Anfangsstück der linken Cardinalvene durch eine starke Anastomose mit der rechten zusammen und scheint dann gewissermaßen aus ihr zu entspringen. Verbindungen der Lebervenen mit den Cardinalvenen, wie sie bei Cyprinus und Torpedo vorfinden, kommen bei Knochenfischen nur für Cyprinus Carpio beschreibt JOURDAIN jederseits eine Verbindung der Cardinalvenen mit den Lebervenen. In der Regel tritt auch jederseits eine mächtige Vene, in welche sich die Genitalvenen ergießen, aus dem mittleren Abschnitte der Leber stammend zur Leber und vereinigt sich mit den Lebervenen. Auch stehen diese Venen mit den eigentlichen Cardinalvenen durch unbedeutende Anastomosen in Verbindung.

Die mannigfaltiger als die Verschiedenheiten der Cardinalvenen, welche das Blut der Nieren dem Herzen zuführen, sind die Verschiedenheiten der Nierenvenen. JACOBSON, welcher als der Entdecker des Nierenpfortadersystems überhaupt gilt (obwohl BOJANUS bereits ein solches bei der Schildkröte gefunden hatte), war der Erste, welcher dieses System bei den Fischen studirte. Er stellte drei Formen auf, unter welchen es vorkommen sollte; die erste Form, welche als Grundform aufstellt, verhält sich so, dass die Venen der Muskeln des Rumpfes als zuführende Nierenvenen während die Caudalvene durch die Niere hindurch, ohne zu verzweigen, in die rechte Cardinalvene übergeht. Die zweite unterscheidet sich von der ersten dadurch, dass auch die linke Nierenvene sich in der Niere pfortadermäßig vertheilt, und die dritte endlich stellt wieder eine Modifikation der zweiten dar, bei welcher die Vena caudalis oder irgend eine andere Vene des hinteren Körpertheiles mit der Leberpfortader eine Verbindung eingeht.

Die Angaben JACOBSON's wurden im Allgemeinen von späteren Forschern mit dem Gegenstande beschäftigten, bestätigt, obwohl CUVIER und OWEN dagegen ausgesprochen hatten. HYRTL übernahm die Angaben bezüglich der zwei ersten Formen, über die dritte Form mit Stillschweigen, dagegen bestätigt in seiner Arbeit über das Nierenpfortadersystem die Angaben JACOBSON's vollinhaltlich, unterscheidet jedoch nur zwei Haupt-

- h. Comp.  
3. 1914

12

te



formen des Nierenpfortadersystems bei den Fischen, indem die erste und zweite Form JACOBSON's nur als Abarten einer Form angesehen werden können, während die dritte Form JACOBSON's als eine Hauptform betrachtet werden kann. Die dritte Form JACOBSON's nimmt und als zweite Hauptform die dritte JACOBSON's an. HYRTL hält die erste Form JACOBSON's für die bei den Fischen vorkommende, während er die zweite für weitaus seltener erklärt, doch zählt er einige Formen zur ersten Form, welche von der zweiten verschieden sind, wie *Esox lucius* und *Salmo trutta* (für welche letzteren übrigens JOURDAIN die gleiche Angabe macht wie HYRTL). Die dritte Form JACOBSON's vereinigt aber eine Reihe von Formen, welche in ihrem Verhalten eigentümlich von einander abweichen und nur das mit einander gemeinsam haben, dass eine Verbindung der Vena caudalis oder einer anderen Vene des hinteren Körperendes mit der Pfortader vorhanden ist. Zu diesen Formen sind *Anguilla fluviatilis* und *Muraena conger*, welche dieselben Verhältnisse bieten, *Lophius piscatorius*, *Silurus glanis*, *Cyprinus carpio* und als abweichendste Form *Tinca fluviatilis*.

Bei *Muraena* und *Anguilla* (siehe die Abbild. bei JOURDAIN) existiren zahlreiche bogenförmige Anastomosen zwischen den Ästen der Vena caudalis, welche als zuführende Nierenvenen angesehen werden können, und dem Stamme der Vena portae, an welche Anastomosen die Venen der Genitaldrüsen angeschlossen sind. Bei *Lophius piscatorius* existirt eine Vena caudalis, wie bei anderen Knochenfischen, im Subvertebralkanal verlaufend, nicht, dafür wird das hintere Körperabschnittes den Nieren in zwei Venen zugeteilt, welche zu beiden Seiten der Wirbelsäule mitten in die Muskulatur eingebettet kopfwärts verlaufen. Jede dieser Venen theilt sich, wenn die Niere angelangt, in einen medialen und lateralen Zweig, von denen der letztere stärkere zur Niere zieht und sich in ihr verbindet, der erstere verbindet sich hingegen mit dem gleichnamigen Ast der Vena portae, deren Seite zu einem Stamm, welcher nach Aufnahme der Genitalvenen in die Pfortader übergeht.

Bei *Silurus glanis* tritt die Vena caudalis in die Bauchhöhle ein und theilt sich in mehrere Zweige, von denen der stärkste mit den Genitalvenen vereinigt zum linken Ast der Pfortader wird.

Bei *Cyprinus carpio* theilt sich die Caudalvene in zwei Äste, von denen der eine eine Vena ren. advehens, der andere, in welchem an das Endstück des Darmes gelangt, die Wurzel der Pfortader bildet. Bei *Tinca fluviatilis* existiren im Subvertebralkanal zwei Venen, von denen die dorsal gelegene, welche als eigentliche Caudalvene anzusehen ist, direkt in die rechte Cardinalvene übergeht, v

gelegene, sehr schwache, sich in drei Zweige theilt, zwei als zuführende Venen an die Niere herantreten und Musculoparietalvenen verbinden, während die dritte in die Pfortader mündet. Die Lebervenen bieten sowohl in der Zahl ihres Verlaufes als auch in Bezug auf ihre Mündung mannigfache Variationen dar, selten existirt nur eine Lebervene, welche wie bei *Uranoscopus* mit dem linken Ductus Cuvieri zusammenmündet, meistens sind zwei gewöhnlich asymmetrische, selten symmetrische Lebervenen (z. B. *Uranoscopus scaber*) einmündend, oder drei und

vielerlei sind aber die Verhältnisse der Genitalvenen, manchmal direkt in die Cardinalvenen oder durch die Leber in die Pfortader mündend, manchmal in die Pfortader mündend, oder in die zuführenden Nierenvenen fungiren.

Was die Venen der Schwimmblase anbelangt, so münden dieselben in der Mehrzahl der Formen dort, wo die Schwimmblase mit der Pfortader anliegt, mit einer Reihe von Stämmchen in die Pfortader, doch gehen auch in sehr vielen Fällen Venen von der Seite der Schwimmblase in das Gebiet der Pfortader ein. Im Venensystem eines Dipnoers existirt eine einzige Lebervene, welche HERTL in seiner Anatomie des Lepidosiren para-

*Siren paradoxa* besitzt zwei Venae cavae posteriores und eine Vena anterior. Die rechte, stärkere Cava posterior entspringt als Nierenvene, liegt am inneren Rande der Niere in einer Längensackung, tritt vom vorderen Nierenende zum hinteren spitzigen Ende der Leber, deren oberen Rand sie folgt, wobei sie in die Leber eingebettet erscheint. Sie nimmt folgende Äste auf: 1) die Nierenvene der rechten Niere; 2) vier starke, von der Pfortader kommende und die untere Fläche des Lungsackes verlaufende Venen, die am inneren Rande der linken Niere bogenförmig unter einander zusammenhängen; 3) mittelbar durch die Pfortader einige kleine von den Ovarien und Eileitern stammende Venen (die größeren dieser Art gehen zur Nierenpfortader) und auf beiden Seiten verlaufende Bauchwandvenen. Zur rechten Seite begeben sich sechs, zur linken neun solche Muskelvenen. Sie entspringen entweder in Einschnitten der Nieren oberflächlich oder im Innern des Parenchyms derselben, um zur Nierenvene zu kommen, oder in der Leber, um die Lebervenen zu bilden; 5) vier starke Muskelvenen der Bauchwand.



Die linke V. cava posterior entspringt aus der ersten Nierenvene, die zur rechten Cava geht, läuft neben dem Rande der Lunge nach vorn, nimmt fünf linksseitige Bauchvenen und eine von den Muskeln des Brustgürtels stammende auf, verbindet sich mit der linken Cava anterior und geht zum Herzen. Eine paarige Vena azygos findet sich zu beiden Seiten der Aorta und fast unter denselben Verhältnissen, wie ich sie bei Fischen, Siren, Salamandra und Triton gefunden habe. Sie entleert sich jedoch nicht wie bei diesen in den Stamm der Cava ascendens, sondern dessen Eintritt in die Leber, sondern hängt an ihrem vorderen Ende rechts mit der zweiten Bauchdeckenvene und links mit der Cava ascendens sinistra zusammen. Ihr hinteres Ende anastomosirt mit der Nierenpfortader. Sie ist somit als ein großer Kommunikationskanal zwischen dem Stromgebiete der Cava und der Vena renalis anzusehen zu betrachten. Die Nierenpfortadern existiren schon im Gefäßsystem der unteren Dornen der Schwanzwirbel als zwei parallele, durch die Arteria caudalis getrennte Venen. Sie sammeln das Blut aus den verschiedenen Weichtheile des Schwanzes und nehmen zwei bedeutende Venen von der hinteren Bauchdecken und überdies mehrere kleinere, aus der Harnblase kommende, auf. Während ihres Verlaufes am äußeren Rande der Nierenrande empfangen sie das Venenblut der Eileiter und Oviducten endigen jedoch nicht in der Niere, sondern treten über das vordere Ende derselben hinaus, um mit den nächst gelegenen Bauchdeckenvenen zu anastomosiren, wodurch sie in direkte Beziehung zum Venensystem gelangen, was bei keinem Amphibium, so weit ich kenne, der Fall ist. Die Vena umbilicalis, die bei den Amphibien von der Harnblase zur Pfortader geht, fehlt bei Lepidosiren wie bei den übrigen Fischen.« Eine Bestätigung der Angabe HYRTL's, dass bei Lepidosiren zwei Hohlvenen vorhanden seien, findet sich in einem Werke von Mc.DONNEL in Dublin (Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie).

### Entwicklung des Venensystems bei den Fischen.

#### Elasmobranchier.

Nach BALFOUR ist bei den Elasmobranchiern die Subintestinale Vene die erste sich entwickelnde Körpervene. Sie entspringt am hinteren Schwanz als Caudalvene, umgreift die Kloake mit zwei Ästen, welche sich vor ihr wieder zu einem einfachen Stamme vereinigen und gelangt vor Beginn der Leberanlage, nachdem sie die Lebervene aufgenommen, indem sie die Ausmündung des Dottersackes

es umgeht, zum Herzen. Indem sich die Leber entwickelt, mündet die Subintestinalvene in das Kapillarnetz derselben. Die Leber mündet aber (wie dies RATHKE bereits bekannt war) vor dem Eintritt in die Leber. Mit der Weiterentwicklung des Embryo tritt sich ein zu beiden Seiten der Aorta medial, nicht, wie man sagt, dorsal vom Mesonephros gelegenes, in seiner ersten Entwicklung vollständig symmetrisches Venenpaar, die Cardinalvenen. Die Subintestinalvene hat inzwischen<sup>1</sup> ihre Verbindung mit der Subintestinalvene vollständig aufgegeben und bildet, indem sie sich in zwei Äste theilt, den Anfang der Cardinalvenen. Die Theilung der Caudalvene in die beiden Anfangsstücke der Cardinalvenen erfolgt jedoch nicht unmittelbar beim Eintritte in die Bauchhöhle, sondern sie setzt sich bei den verschiedenen Formen verschieden langes Stück fort. Zwischen den Mesonephrosanlagen als unpaarer Stamm kopfen sie sich fort. Die Trennung der beiden Gefäßgebiete, wonach die Subintestinalvene zur zuführenden, die Cardinalvenen aber zu abführenden werden, scheint in der Weise vor sich zu gehen, dass die Mesonephrosanlage medianwärts und gegen das Lumen der Bauchhöhle die sie eingebetteten Venen immer stärker wächst und auf diese Weise einen Zerfall dieser Venen in ein Kapillarnetz bewirkt, worauf es erfolgt die gänzliche Trennung der Caudalvene durch das Auftreten eines intermediären Kapillarsystems von den Cardinalvenen erst verhältnismäßig spät<sup>2, 3</sup>. Eben so spät scheint die Trennung der Nieren vorhandene Kommunikation zwischen beiden Cardinalvenen aufzutreten; früh dagegen zeigt sich bei solchen Formen, wo auch im Erwachsenen eine Cardinalvene die andere übertrifft, wie bei *Mustelus*, eine Asymmetrie in der Richtung. Indem sich die Subintestinalvene mit dem Lumen der Leber in diesem Organe in ein Kapillarnetz auflöst, tritt aus ihrem Endstücke die linke Lebervene, während sich die rechte unabhängig von der linken entwickelt. Anfangs ist diese Lebervene viel stärker als die rechte, doch bald sind beide von gleicher Stärke.

Wie dieses geschieht, ist nicht bekannt und konnte ich an dem spärlichen zur Verfügung stehenden Materiale nicht nachweisen.

Das Hineinwachsen der Mesonephrosanlage gegen das Lumen der Bauchhöhle konnte ich an einer Schnittserie durch einen 18 mm langen *Mustelus* ziemlich deutlich wahrnehmen.

Schon bei einem *Pristiurus*-Embryo konnte ich ein ähnliches Verhalten beobachten, und zwar hatte sich die Trennung im Bereiche des hinteren Nierenbeckens schon ziemlich vollständig vollzogen.



Schon bei ziemlich jungen Embryonen von Torpedo und lus war die Weite der Venen im vordersten Abschnitte der recht auffallend, und bei einem 18 mm langen Mustelusembryo sich bereits der Lebervenensinus in seiner Anlage. Die Lebervenen erschienen dort, wo sie in den vordersten Abschnitte der Leber eingelagert waren, stark erweitert, so dass zwischen nur eine schmale, von vielfachen Anastomosen durchzogene Substanzbrücke vorhanden war und auch ihre übrige Wand nur einer äußerst dünnen Schicht von Lebersubstanz begrenzt. Die Einmündung in den Sinus venosus erfolgt durch einen nach seinem Ende hin immer enger werdenden Gefäßabschnitt. So erscheinen sich die Lebervenen bei Acanthias z. B. zeitlebens, bei jenen aber, welche wie Mustelus einen Lebervenensinus besitzen, so die Ausdehnung der Lebervenen immer weiter fort, bis die Ausdehnung der Lebervenen umgebende Parenchym vollständig Grunde geht und sich zwischen beiden Lebervenerweiterungen mehr ein medianes durchbrochenes Septum erhält. Bei den R. scheint sich eine ventral gelegene weite Anastomose zwischen Lebervenensinus zu entwickeln, so dass es zu der Bildung Septums nicht kommt.

#### Knochenfische.

Über die Entwicklung des Gefäßsystems bei Knochen sind die ältesten Arbeiten die von RATHKE »Blennius viviparus« die von BAER »Über die Entwicklungsgeschichte der Fische« (Blennius blica). Beide Forscher scheinen die allerersten Stadien der Entwicklung der Gefäßstämme nicht gesehen zu haben.

Eine sehr detaillirte und durch gute Zeichnungen illustrierte Beschreibung liefert VOGT von Coregonus Palea. Seine Angaben so weit sie sich auf die Entwicklung des Venensystems betreffen sind folgende: Die Aorta krümmt sich ein wenig hinter den in einem einfachen Bogen ventralwärts und geht in eine Venen, welche sich wieder in zwei Zweige theilt, die zu jeder Seite mittelbar auf den Dottersack übergehen<sup>2</sup>. Diese beiden Venen halten sich nur kurze Zeit auf beiden Seiten gleich; sie kommen

<sup>1</sup> Leider hatte ich über ältere Embryonen, die mir in dieser Hinsicht Aufschluss gegeben hätten, nicht zu verfügen.

<sup>2</sup> Diese beiden Venen sind offenbar analog den von WENKER beschriebenen Randvenen des Dottersackes.

zeit RATHKE die Verhältnisse bei *Blennius* verfolgt hat, sie so ziemlich mit denen bei *Coregonus* überein, nur soll die Cardinalvene bei *Blennius* selbständig (was übrigens für *Coregonus* auch wahrscheinlich erscheint) und die Pfortader mit einem ventralen und einem dorsalen entstehen. Auch LUTJES gibt für die späteren Stadien der Gefäßentwicklung dieselben Angaben, welche mit denen von VOGT für *Coregonus* übereinstimmen. Dagegen bieten die Verhältnisse bei *Cyprinus* blickend auf die Entwicklung der Venen manche Besonderheiten, was mit den oben beschriebenen Verhältnissen des Venensystems bei den Cyprinoiden in Einklang zu bringen sein dürfte. Aus der Arbeit von

WENKEBACH geht hervor, dass sich außer den zwei Dottervenen bei *Belone* und *Gobius* auch noch eine mediane entwickelt. Leider sind seine Angaben durchaus nicht erschöpfend und die Zeichnungen, so weit sie sich auf den Gefäßverlauf beziehen, in manchen Punkten nicht von erwünschter Klarheit.

Beim Saibling (*Salmo salvelinus*) habe ich die Entwicklung der Venenstämme, vom Beginne der Cirkulation angefangen, untersucht, und habe zum Theil Befunde zu verzeichnen, welche mit den Angaben VOGT's für *Coregonus Palea* durchaus nicht in Übereinstimmung zu bringen sind<sup>1</sup>.

Die Aorta biegt, knapp hinter dem After einen einfachen Bogen bildend, in ein ventral von ihr gelegenes rückführendes Gefäß, die Caudalvene, um, welche in diesem Stadium noch ganz an dem hintersten Abschnitte des Darmes vorbei (ob als einfacher Stamm an der rechten oder linken Seite oder in zwei wieder vereinigenden Stämmen den Darm umgreifend, welches mir sehr wahrscheinlich erscheint, konnte ich mit Bestimmtheit nicht entscheiden) in das ventral vom Darms gelegene Gefäß, die Subintestinalvene, sich fortsetzt. Diese Vene zieht an der ventralen Seite kopfwärts bis an den Dottersack, auf welchen sie übergeht. Der Übergang erfolgt in zweifacher Weise, entweder so, dass die Subintestinalvene in zwei Zweige theilt, von denen der eine rechts, der andere linkerseits nahe dem Rande der Keimscheibe vorn verläuft, um in einem nach vorn und seitlich gebogenen Bogen in den Sinus venosus einzumünden; oder es existirt eine Dottervene nur linkerseits, und der in diesem Falle ganz ungetrennte rechte Ast der Dottervene (vgl. Fig. 10) biegt ebenfalls links hin um und mündet in das Gefäß der linken Seite. Ich untersuchte mit Rücksicht auf diese eigenthümliche Asymmetrie der Anlage der Dottervenen Eier von verschiedenen Individuen und fand, dass bei den einen die Mehrzahl der Eier ein symmetrisches Auftreten und nur ausnahmsweise eine asymmetrische Bildung der Dottervenen aufwies, während bei einer anderen Serie von Eiern das Gegentheil der Fall war. Arterien, welche den Dottersack versorgten, waren trotz der größten Aufmerksamkeit nicht nachzuweisen.

<sup>1</sup> Die Eier wurden zum Theil in toto untersucht und die Eihäute durch Eintauchen in Glycerin durchsichtig gemacht, außerdem wurden die Eier auch von ihrer Eihülle befreit, nachdem die durch das Glycerin bewirkte Wasserentziehung ein Falten und Durchschneiden der Eihaut ohne Verletzung des Dottersackes möglich gemacht hatte.



In etwas älteren Stadien verlängert sich die Caudalvene parallel der Verlängerung der Aorta caudalis nach rückwärts und zwar so, dass die Aorta in ihrer Verlängerung einen Spross vortreibt, der allmählich hohl geworden, Blutkörperchen aufnimmt, die jedoch in blind-sackartigen Gefäßabschnitte zunächst entsprechend der Richtung sich auf und ab verschieben, dann entwickelt sich von diesem Spross allmählich wieder eine bogenförmige Anastomose mit der Caudalvene, und indem sich dieser Vorgang wiederholt, verlängern sich beide Gefäße nach rückwärts. Die Subintestinalvene nimmt mit der wachsenden Menge des Blutes immer mehr an Weite zu, aus ihr hervorgehenden Venen des Dottersackes zerfallen in- dem jederseits in mehrere Stämmchen (ich will hier zunächst auf die paarige Anlage der Dottervenen Rücksicht nehmen), welche zum Theil unter einander sich verbindend, in die abführenden Dottervenen jederseits übergehen, das dem Rande der Keimscheibe zunächst verlaufende Gefäßchen ist gewöhnlich stärker als das andere, und indem es sich weiterhin mit dem der anderen verbindet, wird ein dem Rande der Keimscheibe paralleler Kreis gebildet. Die Aorta sendet nun auch einige Zweige an den Darm ab, welche denselben bogenförmig umgreifen, theils in die Subintestinalvene übergehen, theils, nachdem sie den Darm passirt haben, als zuführende Gefäße (mehr als zwei bis konnte ich niemals beobachten) des Dottersackes fungiren, jedoch, nachdem sie den Darm bereits passirt haben, als Venen zu gelten lassen sind.

Gewöhnlich am dritten Tage nach dem Beginne der Cirkulation sieht man die erste Anlage der rechten hinteren Cardinal- nachdem bereits etwas früher die vorderen Cardinalvenen sich gebildet haben.

Während nämlich die Hauptmasse des Blutes aus der Caudal- noch direkt in die Subintestinalvene abfließt, sieht man an der rechten Seite des Darmes, der Aorta unmittelbar anliegend, ein Gefäß, welches genau in der Fortsetzung der Caudalvene gelegen, von ihr abgeht, wo sie die Übergangskrümmung in die Subintestinalvene macht. Da die Cardinalvene in diesem Stadium noch nicht fertig ist, gelingt es schwer, ihren centralen Verlauf zu verfolgen, von der Vorniere nach vorn zu sieht man sie aber ganz deutlich an der Außenseite dieses Organes hervortreten, und auch links sieht man die etwas schwächere Vene mit der mächtigen Darmvene und der vorderen Cardinalvene zusammenmünden.

- H. Curry  
2.20. 1914

12

te



Die rechte Cardinalvene nimmt bald an Weite zu und, Schritt damit haltend, ergießt sich der Blutstrom aus der Caudalvene immer mehr in sie<sup>1</sup>. Von diesem Augenblicke an wird die ursprünglich sehr weite Verbindung zwischen Caudal- und Subintestinalvene immer enger und verschwindet schließlich vollständig und die Subintestinalvene wird nunmehr nur durch das dem Darm durch seine Arterien zugeführte Blut gespeist. Es hat sich That inzwischen auch eine ziemlich starke Arterie entwickelt an der Umbiegungsstelle der Subintestinalvene, welche sich nachwärts etwas vorgeschoben hat, vorbeiziehend an die dorsale Seite des Darmes gelangt<sup>2</sup>. Während dieser Veränderungen im Verlauf der Körpervenen hat sich hauptsächlich auf der hinteren Parterien des Dottersackes ein schönes Gefäßnetz entwickelt, welches um den Dottersack herum verläuft, die eine Hälfte des Dotters überzieht und von einer ringförmigen Randvene begrenzt wird, welche vorn zu beiden Seiten in den Ductus Cuvieri als abführende Dottervene einmündet. Noch unbekannt ist die ursprünglich paarige Anlage des Dottersackkreislaufes, kennen, erst mit dem Auftreten der Leber verschwindet derselbe allmählich. Die Leberanlage scheint von allem Anfange an mit der Subintestinalvene, dort, wo sie sich in ihre Äste theilt, im Zusammenhang zu stehen, sie scheint die Äste der Subintestinalvene in ihren Schläuchen gewissermaßen zu umwuchern, und zwischen diesen Schläuchen hinein entstehen dann wieder neue Gefäßbahnen, schließlich die Leberanlage von ein paar stärkeren und einer Anzahl von kleineren Venen durchströmt erscheint. Während sich die Leber entwickelte, hat jedoch das centrale Ende der Subintestinalvene eine Lageveränderung erfahren, deren Entstehung ich zu folgen nicht in der Lage war. Während nämlich die Subintestinalvene ursprünglich unmittelbar von der ventralen Seite des Darmes auf den Dottersack übergeht, biegt sie sich, wenn einmal die Leberanlage deutlich sichtbar ist, an der linken Seite des Darmkanales dorsalwärts auf und gelangt über dem Darm weg a

<sup>1</sup> Sobald die Cirkulation, wie dies bei den von der Eihaut befreiten Embryonen sehr bald geschieht, anfängt zu ermatten, erfolgt sogar ein für die Aussaugen des Blutes aus dem hinteren Abschnitt der Subintestinal-Cardinalvene.

<sup>2</sup> Im ersten Augenblicke scheint es Einem, als würde diese Arterie in die Subintestinalvene einmünden, bei genauer Beobachtung sieht man deutlich, dass sie an der rechten Seite dieses Gefäßes vorbeizieht. scheinlich ist Vogt in diesen Irrthum verfallen, vide seine Arbeit (Tab.

Seite des Dottersackes zur Leberanlage. Einen direkten Abfluss von Arterien in die Subintestinalvene habe ich in keiner Entwicklungsperiode nachweisen können. Ist die Leber einmal entwickelt, so sieht man an der rechten Seite des Darmes einen ganz unbedeutenden Ast der Darmarterie zu ihr hin-

Inzwischen umwächst das Venennetz den Dottersack immer mehr und während der den Gefäßbezirk des Dottersackes abgrenzende Ring bis zur größten Peripherie des Dottersackes früher immer mehr zugenommen hatte, verkleinert sich dieser immer mehr und mehr<sup>1</sup>, bis schließlich nur mehr eine kleine Stelle des Dottersackes unterhalb vom Kopfe des Embryo frei von Gefäßen erscheint. Die rechte Cardinalvene verläuft bis in die Nähe der Niere in der Medianebene, scheint dieses Organ mit mehreren Ästen zu passiren und erscheint kopfwärts von der Vorniere an der rechten Seite derselben gelegen wieder als ein mächtiger Stamm. Die linke Cardinalvene ist viel schwächer als die rechte und entsteht, wenn man dieses aus gelungenen Schnittserien entnehme, erst aus der Vereinigung und war ein Zusammenhang zwischen rechter und linker Subintestinalvene nicht nachzuweisen.

Die Weiterentwicklung der Venen scheint sich von der Art und Weise wie sie VOGT für *Coregonus Palea* beschrieben, nicht wesentlich unterscheiden.

Es erübrigt nun noch die Entwicklung der Dottersackcirculation zu beschreiben, bei welchen nur eine abführende Dottersackvene vorhanden ist (Fig. 10).

Die Subintestinalvene theilt sich in diesen Fällen bei ihrem Erscheinen in zwei Zweige, von denen jedoch der rechte in den linken übergeht. Diese beiden Zweige zerfallen wieder in eine Anzahl von Zweigchen, welche sich netzartig unter einander verbinden, da aber die Äste der rechten Seite alle nach links hinübergehen, ist die ursprünglich symmetrische Anordnung der Subintestinalvenenäste bald nicht mehr zu erkennen. Die rechte Seite des Dottersackes bleibt jedoch nicht frei von Gefäßen, sondern die Äste des Gefäßnetzes schiebt sich rechterseits immer weiter vor, so daß ein Gefäß freie Theil ist jedoch selten kreisförmig begrenzt.

In diesen Stadien zeigt das Gefäßnetz ein ganz ähnliches Bild, wie es bei Embryonen von *Blennius* gesehen und abgebildet hat, nur dass die beiden abführenden Dottersackvenen zu einem gemeinsamen medianen Stamme vereinigt haben, während sie hier noch getrennt zu beiden Seiten ein-

Auch bei derartig asymmetrisch angelegten Dottervenen v. Übergang von Arterien in die Dottersackcirculation nicht weichen.

Möglicherweise mag es in einzelnen Fällen auch vorkommen, dass die Dottervenenanlage eine paarige war, dass aber die linke Dottervene frühzeitig zu Grunde ging, wofür die einige Male gemachte Beobachtung zu sprechen scheint, dass der Sinus venosus rechts eine mit dem Dottersacke verbundene, konisch erweiterte Blut erfüllte Fortsetzung besaß; doch ist dieses gewiss selbst nur als eine Ausnahme von der Regel zu betrachten.

Bei der Forelle ist die Bildung der Dottervene, nach den verschiedenen Stadien zu urtheilen, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, ebenfalls eine asymmetrische.

Die Verhältnisse bei *Salmo salvelinus* unterscheiden sich von denen bei *Coregonus Palea* hauptsächlich dadurch, dass die Dottervenen beim Saibling, wenn sie paarig angelegt sind, auch paarig weiter bestehen, oder wenn sich nur die linke entwickelt, diese das ganze Blut des Dottersackes dem Herzen zuführt; während die ursprünglich paarige Anlage bei *Coregonus* sich dahin abändert, dass die rechte Dottervene späterhin das ganze Dottervenenbündel übernimmt. Diesem Unterschiede ist jedoch keine besondere Wichtigkeit beizulegen, wenn man bedenkt, dass beim Saibling einmal die linke, dann wieder beide Dottervenen entwickelt sind.

Viel auffallender gestaltet sich der Unterschied der Dottersackcirculation für die späteren Stadien, wenn die Angaben und Erfahrungen VOGT's richtig sein sollten, was entschieden zu bezweifeln ist, da man sich kaum vorstellen kann, dass bei den Forellen einer Familie so principielle Unterschiede im Verlaufe der Entwicklung des Dottersackkreislaufer auftreten sollten, um später spurlos zu verschwinden.

VOGT giebt an, dass Arterien in größerer Anzahl auf der linken Seite des Dottersackes übergehen, um sich weiter mit den Venen der rechten Seite zu verbinden; außerdem sollen auch rechts Arterien sich mit dem venösen Dottersacknetze verbinden und besonders eine stärkere Arterie an der Umbeugungsstelle der intestinalvenen in dieselbe übergehen.

Auch mir schien es Anfangs, als würden Arterien direkt in den Dottersack oder in die Subintestinalvene übergehen, doch konnte ich mich mit voller Bestimmtheit davon überzeugen, dass diese Zweige der Aorta zunächst auf den Darm übergingen, kein größerer



besaßen, als die Übergangsschlingen an anderen Stellen, wie im Schwanze der Aorta caudalis in die Vena caudalis, und somit der in die Subintestinalvene und auf den Dottersack überle Theil eines solchen Gefäßes als Vene zu betrachten war.

Auch das Verhältniß der Subintestinalvene zur Leber wäre nach ursprünglich ein anderes, indem die Subintestinalvene zuerst diesem Organe, welches jedoch bereits von arteriellen Zweigen durchzogen würde, vorbei an den Dottersack ginge und erst allmählich in den Leberkreislauf einbezogen würde, während beim Saibling ein Zusammenhang zwischen der Leberanlage, sobald sie einmündlich zu erkennen war, und der Subintestinalvene und ihren Ästen wahrzunehmen ist. Ist der Dottersackkreislauf endlich fertig, so ist er nach VOGT bei Coregonus, abgesehen von den Ästen, in die Leber eintretenden Arterienzweigchen, eben so rein venös, wie beim Saibling und bei der Bachforelle.

Die Befunde bei Salmo salvelinus stimmen aber auch mit denen, die RATHKE für Blennius viviparus beschreibt und angiebt, besonders für jene Fälle, wo zwei abführende Dottervenen vorhanden sind, fast vollständig überein, nur dass diese bei Blennius schon sehr früh vor dem Kopfe zu einem medianen Stamme verfließen. Von Arterien, welche auf den Dottersack übergingen, hat RATHKE bei Blennius nichts gesehen; auch bei dieser Form ist nach der Beschreibung die Dottercirkulation eine rein venöse.

Vergleicht man die Entwicklung des Venensystems bei den Elasmobranchiern mit der bei den wenigen Formen der Teleostier, für welche sie bekannt wurde, so zeigt es sich, dass bei beiden die sich entwickelnde Vene ein subintestinales Gefäß ist, und dass erst in zweiter Linie die Cardinalvenen entwickeln, während sie bei den Selachiern stets symmetrisch angelegt sind, finden sie bei den Knochenfischen (Salmoniden) in ihrer ersten Anlage schon hochgradig asymmetrisch und nur für jene Formen, welche beiderseits gleich starke Cardinalvenen besitzen, ist man zur Annahme einer symmetrischen Anlage gezwungen. Grundverhältnisse aber scheinen in diesen beiden Ordnungen der Fische die Verhältnisse der Dottersackcirkulation zu sein, denn während bei den Teleostiern, so weit dieses bekannt ist, die Subintestinalvene als zugehöriges Dottersackgefäß fungirt, ist es bei den Selachiern (BALFOUR) ein Theil der Aorta, der sich in das Kapillarnetz des Dottersackes ergießt, aus welchem dann eine abführende Dottervene hervorgeht, die hinter der Leber in die Subintestinalvene einmündet. Wie die

F. Comp.

2. cc. 1714

12

te

eigenthümlichen Verhältnisse der Dottersackcirculation bei den und bei der anderen Ordnung zu erklären und von einander leiten sind, lässt sich bei dem Wenigen, was über die Entwicklung des Venensystems bei den Fischen überhaupt bekannt ist, kaum geben. Vielleicht liegt für die Entwicklung eines rein venösen Blutkreislaufes bei den Teleostiern ein Grund darin, dass das Lymphnetz des Dottersackes bei der Resorption des Dotters eine wichtige Rolle übernimmt, indem, wie dies BALFOUR für die Forelle und Lachs angiebt, die Verbindung zwischen Dottersack und Darm zeitig schwindet.

Betrachtet man das Venensystem im vollständig ausgebildeten Zustande, wie es uns in den einzelnen Ordnungen der Fische entgegentritt, mit Rücksicht auf die Entwicklungsgeschichte, so lässt sich ungefähr Folgendes sagen: Das ursprüngliche Verhältniss, in welchem ein einziger subintestinal gelegener Venenstamm entwickelt ist, findet sich bei Amphioxus und den Embryonen sämtlicher Fische, findet sich aber bei keiner der bekannten Formen. Überall sind bereits paarig auf beiden Seiten der Aorta gelegene Längsvenenstämme des Rudimentes der Cardinalvenen, entwickelt. Als die primitivste Form des Venensystems ist demnach gewiss diejenige zu bezeichnen, bei welcher, wie dies bei Petromyzon thatsächlich der Fall ist, die Subintestinalvene zwar ihrer ganzen Länge nach noch erhalten bleibt, die Cardinalvenen aber zwei vollkommen symmetrisch angelegte hintere Cardinalvenen vorhanden sind<sup>1</sup>.

Bei den Selachiern erscheint das Venensystem schon in einer höher entwickelten Form. Zwar erhält sich hier bei einigen Fischen die Subintestinalvene in der Spiralklappe des Darmes wenigstens eine Strecke weit zeitlebens, fehlt jedoch bei den meisten Fischen schon vollständig. Die Cardinalvenen sind jedenfalls immer in der Anlage symmetrisch, erhalten aber diese Symmetrie nur bei einigen Formen zeitlebens, wenn aber eine Asymmetrie vorhanden ist, ist dieselbe nie hochgradig. Bei allen Formen ist ein Nierenpfortnensystem mit der Vena caudalis als Vena renalis advehens ausgebildet. Bietet aber das Venensystem der Elasmobranchier mit Rücksicht auf die geschilderten Verhältnisse Anklänge an ein primitives Verhalten, so erscheint es andererseits wieder viel höher entwickelt als bei den meisten anderen Ordnungen der Fische, die Dipnoer ausgenommen.

<sup>1</sup> Äußerst merkwürdig erscheint es, dass bei den Myxinoideen das Venensystem so hochgradig modificirt ist.



erkmale der höheren Entwicklung, die, wie es scheint, bei  
men vorhandene, entweder unmittelbare oder mittelbare,  
Genitalvenen hergestellte Verschmelzung der beiden Car-  
a am Kopfende der Nieren, weiter die bei sämtlichen  
ausgebildeten Seitenvenen, anzusehen. Am höchsten ent-  
scheint das Venensystem bei den Rochen durch das Auf-  
ariger Verbindungen zwischen Cardinal- und Lebervenen,  
höchst wahrscheinlich als Hohlvenenbildungen aufzufassen

den Ganoiden erhält sich von der Subintestinalvene nichts  
hinteren Cardinalvenen sind im geringen Grade asymme-  
treten unter einander nicht in Kommunikation, das Nieren-  
system und die Lebervenen erinnern an die Verhältnisse bei  
hiern.

den Teleostiern erhalten die Cardinalvenen nur bei einigen  
re ursprüngliche Symmetrie, bei den meisten Formen herrscht  
der Anlage eine hochgradige Asymmetrie, welche bei we-  
zum Verschwinden der rechten oder der linken Cardinal-  
iht. Gerade bei jenen Formen, bei welchen die Asymmetrie  
gradige ist, setzt sich die Caudalvene direkt in die rechte  
e) Cardinalvene hinein fort, und nur bei den Formen, bei  
keine oder nur eine geringgradigere Asymmetrie vorhanden  
ich die Caudalvene pfortadermäßig in der Niere auf. Zieht  
analogen Verhältnisse bei den Selachiern und Ganoiden in  
so wird man wohl die letztere Form (JACOBSON's II. Form  
nportadersystems) des Venensystems als die ursprüng-  
etrachten, und die erstere (I. Form JACOBSON's) als eine  
ihrer Anlage bedeutend modificirte ansprechen müssen.  
n Formen des Venensystems aber, wo die Caudalvene oder  
e Vene des hinteren Rumpfabschnittes mit der Pfortader  
hängt, oder in welchen die Caudalvene doppelt erscheint,  
och höhergradige Modifikationen dar, zu deren Verständnis  
ssel, nämlich die Kenntnis ihrer Entwicklung, aussteht.

Lepidosiren, dem einzigen Dipnoer, dessen Venensystem  
t ist, erscheint der ursprüngliche Typus des Venensystems  
fast gänzlich verwischt, durch das Vorhandensein zweier  
a und das Fehlen der Cardinalvenen, deren kümmerliche  
Venae azygae darstellen dürften, sondern auch hochgradig  
durch das Vorhandensein einer doppelten Caudalvene und  
athümlichen Verhältnisse des Nierenportadersystems. Er-

- H. Cerny  
2. 10 1914

12

te

scheint demnach das Venensystem in gewisser Hinsicht sehr entwickelt, so können wir doch wegen der vorhandenen Mutationen des ursprünglichen auch bei den Amphibien in ihrer Entwicklung wieder auftretenden Typus, einen Anknüpfungspunkt für Erklärung der Verhältnisse dort nicht finden.

### Amphibien.

#### Untersuchtes Material.

<i>Salamandra maculosa</i> ,	<i>Proteus anguineus</i> ,
<i>Salamandra atra</i> ,	<i>Bombinator igneus</i> ,
<i>Triton cristatus</i> ,	<i>Bufo cinereus</i> ,
<i>Triton alpestris</i> .	<i>Pelobates fuscus</i> ,
<i>Pleuroctes Boscai</i> ,	<i>Rana temporaria</i> ,
<i>Pleurodeles Waltlii</i> ,	<i>Rana esculenta</i> ,
<i>Siredon pisciformis</i> ,	<i>Hyla arborea</i> .

### Gymnophionen.

Die Kenntnis des Venensystems der Gymnophionen beschränkt sich auf das, was aus den Angaben RATHKE's und WIEDERSHAGEN's hervorgeht. Nach RATHKE bildet die Caudalvene, indem sie sich in zwei an der Dorsalseite der Nieren verlaufende Zweige theilt, die Vena renalis advehens, außerdem erhalten die Nieren ihr Blut noch aus einer großen Anzahl Musculoparietalvenen. Abführende Nierenvenen sind in erster Linie die Hohlvene, welche jedoch wie bei den übrigen Amphibien in die Lebersubstanz eingebettet ist, und die vordere Nierenvene, wie RATHKE einen schwachen Lebervenenstamm nennt, der in der Höhe des Pankreas mit der Hohlvene zusammenhängt und zwischen den vorderen Abschnitten der Nieren nach vorn verläuft, um rechterseits mit der Vena jugularis dexter und der hinteren Hohlvene zusammen zu münden. Die Vena mesenterialis (epigastrica R.) entspringt mit ihren Zweigen aus der Kapsel und der Harnblase und biegt sich an der vorderen Bauchwand kopfwärts verlaufend zur Leber. Die Pfortader stellt einen an der dorsalen Seite des Dickdarmes dorsal vom Darm im Gekröse eingebetteten, nach vorn zur Leber verlaufenden Stamm dar. WIEDERSHAGEN bestätigt im Wesentlichen diese Angaben RATHKE's.



## Urodelen.

Urodelen in Bezug auf die Verhältnisse ihres Venensystems ziemlich übereinstimmen, bei Salamandra aber, wie es primitivsten Verhältnisse vorhanden sind, so will ich system dieses Thieres, so weit es für unsere Betrachtung ist, eingehender schildern und anschließend an diese die Verschiedenheiten, wie sie sich bei den übrigen Formen ergeben, anführen. In der Histoire naturelle de la Salamandre terrestre hat RUSCONI einige ganz vorzügliche Abbildungen des Venensystems gegeben, scheint aber trotzdem einige Details nicht gekannt zu haben; leider ist der Text, gerade das Venensystem sehr mangelhaft gehalten. Es mag daher einigermassen gerechtfertigt erscheinen, die Verhältnisse bei Salamandra zu besprechen (Fig. 4 und umstehendes Schema). Die Vena caudalis, welche das Blut des Schwanzes aufnimmt, tritt unmittelbar nach ihrem Austritte aus dem Subvertebralgewebe gleich starke Äste, welche an die Nieren herantreten, in eine große Anzahl von Ästen zerfallen, welche sich theils an der lateralen Seite der beiden Nieren verzweigen. Die zuführende Venen der Nieren fungiren die Venen der Extremität (V. iliacae), welche, indem sie an die Nieren herantreten, sich sofort in zwei Zweige theilen, von welchen der vordere vollständig in der Niere verzweigt und mit den Ästen der Nierenvene Anastomosen eingeht, während der vordere eine Ästecke dem Außenrande der Nieren folgend einige kleine Äste abgibt, um schließlich in einem Bogen ventralwärts zu verlaufen und sich mit dem gleichen Stamme der gegenüberliegenden Vene über der Symphyse zu einem medianen Stamme der Nierenvene zu vereinigen. — Manchmal, und damit stimmt die Abbildung bei RUSCONI, entsteht das Wurzelstück der Abdominalvene vor ihrem Herantreten an die Nieren. Die Venen der Kloake münden in einer an der ventralen Seite der Nierenvene (V. superficielle du bassin RUSCONI) gelegenen Venenvene, welcher nach außen mit der Vena iliaca anastomosirt, nach innen sich in zwei Stämmchen theilt, welche rechts und links in den Wurzelstücke der Abdominalvene einmünden (eine Ästecke, welche RUSCONI nicht verzeichnet). Beim Weibchen tritt eine Ästecke der Vene der hinteren Extremität einen längs

- für Comp.

2. 2. 1914

12

te



des Nierenrandes kopfwärts verlaufenden längeren Stamm, in welchem die Venen aus der untersten Partie des Eileiters, welcher zur Aufnahme der sich entwickelnden Eier bestimmt ist, einmünden. Eine besondere Vene, welche, wie dies JOURDAIN angiebt, die Ovarialvenen aufnimmt und zur Abdominalvene zieht, existirt nicht. In einiger Entfernung vom Beckenrande mündet in die Abdominalvene der gewöhnlich vereinigte Stamm der Blasen- und Rectalvenen. Häufig münden jedoch ein oder zwei Blasenvenen getrennt ein. Die Vene des Rectum bezieht ihr Blut von der ventralen Seite des unteren Darmabschnittes, während die dorsale Seite zum Theil noch von der Pfortader gebildet wird; feinere Anastomosen zwischen beiden Gefäßgebieten sind häufig vorhanden. Indem die Abdominalvene von der Medianlinie subperitoneal gelegen nach vorn zieht, nimmt sie von der vorderen Bauchwand eine Reihe von Zweigchen auf, welche schließlich an den Leberrand; ihre Verbindung mit der Pfortader soll bei diesem Gefäße besprochen werden. Die hintere Nierenvene entsteht mit zwei aus der hintersten Partie der Nieren tretenden Zweigen und zieht ventral von der Aorta zwischen den beiden Nieren eingelagert kopfwärts, dabei nimmt sie sämtliche rückführenden Venen aus den Nieren, die Ovarial- oder Hodenvenen verschieden an Anzahl und Stärke, und eine Anzahl von Venen der Oviducts auf. Die Kapillaren zwischen zuführenden und abführenden Nierenvenen sind sehr weit, so dass leichtflüssige Injektionsmassen dieselben ohne Schwierigkeit passiren. In der ventral verschmälerten Partie der Nieren, wo die Rumpfwand- und Nierenvenen als zuführende Gefäße fungiren, ist dies am schönsten sichtbar.

Am Kopfe der Nieren, dort, wo die Arteria intestinalis von der Aorta abgeht, entfernt sich die Hohlvene von der Aorta und zieht in das Mesenterium commune eingelagert zur Leber und mündet in einen zapfenförmigen Fortsatz derselben ein, welcher, offenbar mit der Bildung der Hohlvene im Zusammenhange stehend, als Hohlvenenfortsatz der Leber zu bezeichnen wäre, durch den dann die hinterste Partie der Leber, um schließlich an ihrer ventralen Oberfläche zu erscheinen und um dort stets erkennbar kopfwärts zu verlaufen. Während ihres Verlaufes in der Leber nimmt sie eine Menge von kleineren und eine besonders große aus der linken Leberhälfte stammende Lebervene auf. Knapp vor dem Herzen verlässt sie die Leber, erweitert sich leicht ampullenförmig und erhält an dieser Stelle Zufluss aus zwei Venen der vorderen Bauchwand.

welche entweder knapp neben einander oder zu einem  
 eine vereinigt in sie einmünden; in der Nähe ihrer Ein-  
 sitzen sie Klappen, welche den Rückfluss des Blutes  
 hlvene verhindern (HYRTL beschreibt eine Verbindung  
 n Venen mit den beiden Ductus Cuvieri [Venae innomi-  
 ert, wo die Vena cava sich zur Leber wendet, münden

öhnlich durch die dazwischen lie-  
 a intestinalis von einander getrennt,

ein, welche zu beiden Seiten der  
 fend, Venen der Rumpfwand und  
 , beim Weibchen Venen der ent-  
 Abschnitte der Oviducte aufneh-  
 CONI nennt diese Vene Veine de  
 tzt dem sie fast in derselben Weise,  
 weibchen, auch beim Männchen ent-

HYRTL nennt diese Vene viel  
 na azygos.) Diese beiden Venen  
 zu beiden Seiten der Aorta (vgl.  
 an die Abgangsstelle der Arterie  
 a Extremität, wo zu beiden Seiten  
 von der Schädelbasis herabziehend,  
 Venen in sie einmünden (inkonstant  
 die Nerven begleitende Vene), und  
 in einem Bogen, den Ösophagus  
 genstiele umgreifend, ventralwärts,  
 den Subclavien zu einem gemein-  
 ne zu vereinigen, in welchen dann  
 Jugularvenen jederseits einmünden  
 ctus Cuvieri bilden, von denen der  
 doppelt so lang ist als der linke.

ONI noch HYRTL kennen die Ver-  
 ser beiden Venen mit den Subcla-

ortader beginnt am vordersten Ab-  
 Enddarmes, wo sie, wie schon er-  
 dem Gebiete der Abdominalvene zusammenhängt, zieht  
 emlicher Entfernung vom Darne eine große Menge von  
 dem Dünndarm aufnehmend, zur Leber, dabei zieht sie  
 Pankreas vorbei, wobei sie außer Venen aus diesem Or-  
 milz-Magenvene aufnimmt, überkreuzt dann das Anfangs-

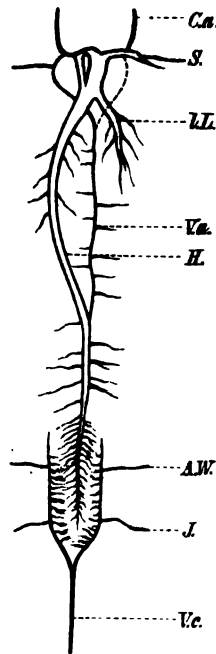
Fig. 5.



- Ca V. Cardinalis anterior,
- S V. Subclavia,
- Va V. azygos,
- LL V. hepat. sin.,
- H hintere Hohlvene,
- AW Wurzel der Abdominal-  
 vene,
- I V. iliaca,
- Vc V. caudalis.

stück des Dünndarmes an seiner dorsalen Seite und nimmt bei Herantreten an die konkave dorsale Fläche der Leber den vorderen kurzen Stamm der Abdominal- und Längsvene des Dünndarmes (conische Vene, weil von diesem Autor zuerst beschrieben) auf. verläuft die Pfortader ungefähr in der Mitte der konkaven Fläche der Leber kopfwärts, nimmt dabei einerseits Magenvenen auf und verzweigt sich andererseits in der Leber.

Fig. 6.



Bei Salamandra atra sind die Verhältnisse fast genau eben so wie bei Salamandra atra, nur die Art und Weise der Einmündung der Längsvene des vordersten Dünndarmes in den Pfortaderschnitt ist anders. Während nämlich bei Salamandra maculosa diese Vene in ihrem vorderen Verlaufe ventralwärts dem Dünndarm folgt und mit der Abdominalvene zusammenmündet, umgreift bei Salamandra atra die Längsvene den Dünndarm mit ihrem Endstadium, geht, in das Mesenterium eingelagert, zur Pfortader, in welche sie sich schließlich einmündet. Ausnahmsweise findet sich auch bei Salamandra maculosa ein derartiges Verhalten. Die Abbildung der von ihm entdeckten Vene, welche diese Varietät, nicht das regelmäßige Verhalten zeigt.)

Die Verhältnisse bei Triton (Fig. 7) weichen nur in den Punkten von denen bei Salamandra ab, dass das Nierenpfortadersystem ist ähnlich gebildet, dass die untersten Venen des Oviductes sind eben die zuführenden Nierenvenen. Nur in Bezug auf die Vena azygos sind diese beiden Thiere verschieden.

Bei Salamandra sind diese beiden Thiere verschieden; bei Triton nämlich existirt normalerweise nur eine Vena azygos, welche ventralwärts von der Aorta und von beiden Seiten her die Spinal-, Muskel- und Oviductvenen aufnimmt, kopfwärts theilt sich die Vene manchmal in zwei Zweige, welche die beiden auch hier vorhandenen, von der Schädelkapsel herabziehenden Venen aufnehmen, um dann beide in gleicher Weise wie bei Salamandra mit den Subclavien zusammen zu münden, oder die Vena azygos ist in ihrem ganzen Verlaufe unpaarig und mündet dann manchmal mit der rechten manchmal mit der



zusammen. Die Vena cava posterior durchbohrt in ähn-  
se wie bei Salamandra die Leber (ein Hohlvenenfort-  
ber existirt hier ebenfalls), nimmt aus der rechten Leber-  
Menge kleinere Lebervenen und unmittelbar nach ihrem  
as der Leber die starke Lebervene aus der linken Leber-  
und erscheint dann weiter wie bei Salamandra etwas  
mig erweitert, um schließlich mit dem Ductus Cuvieri  
zu münden. Eine bei Triton allein vorkommende Verbin-  
che zwei Bauchdeckenvenen aufnimmt, besteht zwischen  
n Ductus Cuvieri und der Hohlvene, gebildet durch eine  
he ungefähr ein Fünftel des Durchmessers der Hohlvene  
einerseits in den Ductus Cuvieri kurz nach der Ein-  
er Subelavia, andererseits in die Hohlvene an ihrer Ver-  
elle mit der linken Lebervene mündet. Die Pfortader  
sten verhält sich wie bei Salamandra atra.

etes Boscai verhält sich in Bezug auf sein Venensystem,  
dasselbe an dem einen Exemplar, welches mir zur Ver-  
d, untersuchen konnte, wie Triton.

nen von Pleurodeles Waltlii verhalten sich ähnlich wie  
ndra. Die Vena azygos ist ebenfalls paarig, auch eine  
e Vene des Duodenums ist vorhanden, jedoch ganz kurz  
h und mündet wie bei Triton in den Stamm der Pfort-

a pisciformis zeigt, wenn sein Venensystem normal ent-  
ganz dieselben Verhältnisse, wie Salamandra, nur mangelt  
usconische Vene vollständig und die Pfortader nimmt  
zelgebiet den größten Theil des Enddarmes auf, während  
her untersten Partie eine kleine Vene zur Abdominalvene  
stimmt somit in diesem Punkte mit den Batrachiern über-  
täten der Venenstämme scheinen bei Siredon ungemein  
ein, wenigstens fand ich unter den von mir untersuchten  
sechs mit Varietäten hohen Grades behaftet. Ich werde  
Varietäten bei der Vergleichung der einzelnen Formen  
der näher eingehen.

s anguineus (Fig. 6) unterscheidet sich wieder in vielen  
on den übrigen Formen. Die Vena caudalis theilt sich  
Eintritte in die Bauchhöhle in einen linken stärkeren  
rechten schwächeren Ast, welche beide am entsprechen-  
rande kopfwärts verlaufen. Die linke, stärkere entlässt  
dem sie an die Niere gelangt ist, eine starke Vene, welche

W. Carr  
Dec 1884

12

te

den Enddarm umgreifend, auf diesem Wege die Vene der hinteren Extremität aufnimmt, sie bildet die Wurzel der Abdominalvene. Rechterseits mündet in die zuführende Nierenvene die Wurzel der rechten hinteren Extremität. DELLE CHIAJE gab bereits an, dass die Abdominalvene nur eine Wurzel habe, erkannte aber die Verhältnisse nicht richtig, indem er angiebt, dass sich die Cava in zwei paarige und einen unpaaren Zweig theilt, welche die Wurzel der Abdominalvene darstelle. Die Abdominalvene läuft an der vorderen Bauchwand, in ein kurzes Gekröse, in welchem die in sie einmündenden Bauchdeckenvenen stellen schöne Netze bilden, welche sich auch noch auf das ventrale Gekröse fortsetzen, von wo aus dann aber die Venen direkt in die Leberverzweigungen der Pfortader einmünden. Die Hohlvene steht als unpaarer Stamm im hintersten Abschnitt der Nieren während ihres Verlaufes sämtliche Nierenvenen, die Venen der entsprechenden Partien der Eileiter und die Ovarial- oder Venen auf, außerdem von der dorsalen Seite die Lumbalvenen, denen nur eine (HYRTL) zur JACOBSON'schen Vene zieht. Die Nierenvenen bilden besonders im vordersten Abschnitte der Hohlvene ein schönes Netz, welches zum Theil die Aorta umspinnt und nach obenwärts mit der Vena azygos zusammenhängt. Eine bereits von DALLMANN angegebene Besonderheit bei Proteus (und Siren) ist das Einmünden von Lungenvenen in die Hohlvene, dort wo der Lungenstiel an ein Gekröse an sie fixirt ist. Gewöhnlich sind es mehrere kleine Venenstämmchen, welche unter einander anastomosiren, die von der Lunge zur Hohlvene ziehen. (Eine Verbindung dieser Venen mit den Ovarialvenen, wie dies HYRTL angiebt, habe ich niemals angetroffen können.) Dort, wo die Vena cava in ein den rechten Leberlappen an das Mesenterium commune fixirendes Gekröse von der Aorta zur Leber zieht, mündet in sie gewöhnlich als ein einfacher Stamm die Vena azygos. Diese Vene liegt dann an der ventralen Seite der Aorta, durch reichliche Anastomosen mit den Nierenvenen verbunden, theilt sich aber dann bald in zwei rechts und links der Aorta verlaufende Stämmchen, welche theils durch quer verlaufende, theils durch schief verlaufende Anastomosen vielfach mit einander verbunden stehen, und diese münden, kopfwärts den Ösophagus umschlingend, die Lungenstiele umschlingend, beiderseits in die Subclaviavenen, wie dies häufig der Fall ist, vereinigt sich die linke wieder mit der rechten und letztere mündet dann allein mit der rechten in die Hohlvene zusammen.



ohlvene hält sich, nachdem sie an die Leber gelangt ist, am rechten Rand in eine seichte Furche eingebettet und nach und nach, bis sie das Kopfende der Leber erreicht, in eine besonders starke Vene des linken Leberlappens, die sämtliche Lebervenen auf und mündet schließlich mit dem Ductus Cuvieri in den Sinus venosus.

Die Vena portader beginnt an der dorsalen Seite des Enddarmes, indem sie in geradem Verlaufe kopfwärts zieht, nach der Leber, um an die Darmvenen auf, schließlich zieht sie, um an die Leber, an der rechten Seite des Darmkanals vorbei, bei welcher Gelegenheit sie eine starke Magen-Milzvene aufnimmt, um sich am caudalen Ende der Gallenblase mit der Abdominalvene zu vereinigen. Hier theilt sie sich in zwei Äste, deren einer, kopfwärts ziehend, noch einige Magenvenen aufnimmt, während der andere, caudalwärts an der dorsalen Seite der Leber verlaufend, schließlich mit einem Büschel von Venen, dem Gekröse endigt, welches Vena cava mit der Leber verbindet; in einigen Fällen konnten hier auch kleine Venen zwischen Vena cava und Vena portae nachgewiesen werden. Die RUSCONI'sche Vene fehlt auch hier vollständig.

### Batrachier.

Bei den einheimischen Batrachier (exotische Formen standen mir nicht zur Verfügung) mit Ausnahme von Bombinator, auf dem ich zum Schlusse zurückkommen werde, in Bezug auf das Venensystem fast vollständig übereinstimmen, so verweise ich auf die genauen Angaben und Zeichnungen, welche ECKER in seiner Monographie des Frosches über das Venensystem giebt, weil ich mir der Lage wäre, irgend etwas Neues diesbezüglich anzugeben. Ich werde mich daher bei der Vergleichung der Anuren an die Angaben ECKER's halten.

Bombinator (Fig. 5) unterscheidet sich in einem wesentlichen Punkte von sämtlichen anderen einheimischen Batrachiern; nämlich für diese der Mangel der Vena azygos geradezu charakteristisch ist, sind bei Bombinator lateralwärts an jedem Aortenverlaufe, zwei Venae azygeae vorhanden, welche dort aus der Vena cava hervorgehen, wo diese von der Arteria intestinalis überquert wird, so zwar, dass die links von der Vena cava ge-

H. Comp.

1914

12

te

legene Arteria intestinalis von dem Wurzelstücke der linken umfasst wird. Die Einmündung der beiden Azygeae geschieht ähnliche Weise wie bei Salamandra, indem sie, den Ösophagus die Lungenstiele umschlingend, mit dem vereinigten Stamm der Vena subclavia und Vena cutanea magna zusammenmünden. Es sagt zwar in seiner Entwicklungsgeschichte der Unke, dass die beiden Cardinalvenen von der Stelle an, wo aus ihnen der vordere Abschnitt der Hohlvene entsteht, noch ein Stück kopfwärts bei einjährigen Thieren blutgefüllt gesehen; von ihrer vollen Persistenz und ihrem regelmäßigen Vorhandensein auch bei älteren Individuen weiß er jedoch nichts und bringt ihr Verschwinden dem Schwunde der Vornieren in Zusammenhang.

### Entwicklung der Venen bei den Amphibien.

Die einzigen ausführlichen Angaben, welche wir über die Entwicklung des Venensystems bei den Amphibien besitzen, hat uns GÖRTE in seiner Entwicklungsgeschichte der Unke über die diesbezüglichen Verhältnisse bei diesem Thiere gegeben. Nach GÖRTE bilden die hinteren Cardinalvenen als Spalträume des Bildungsgewebes der medialen Seite jedes Segmentalganges (Urnierenganges) die Wurzel bildet die Caudalvene, welche ventral vom Schwanz in die beiden Cardinalvenen zerfällt, diese verlaufen nun auf der medialen Seite jedes Segmentalganges kopfwärts bis an die Niere und gehen in die Zwischenräume zwischen den Segmenten dieses Organes über. Aus diesen Zwischenräumen sammelt sich das Blut dann wieder zu einem Stamme, welcher in den Ductus urogenitalis jederseits einmündet. Indem sich die wachsenden Nieren zwischen die Cardinalvenen und den Urnierengang einlagern, nähern sich die beiden Cardinalvenen einander und verschmelzen schließlich im Bereiche der Urnieren zu einem einfachen Ventralsegmente dem späteren Urnierenabschnitte der Vena cava inferior. Zugleich steht ganz selbständig der vordere Abschnitt der Vena cava superior und tritt mit der rechten Vena cardinalis in Verbindung. So bilden sich die vor der Hohlvene gelegenen Abschnitte der Vena cava venen zurück und zwar so, dass mit der Schrumpfung der Vena cava auch der betreffende Abschnitt der Cardinalvenen atrophisch wird. Die seitlichen Stammvenen, welche ursprünglich in die Cardinalvenen einmünden, geben diese Verbindung allmählich auf und bilden die Venae renales adhehentes. Sie verbinden sich schließlich



zu einem an der Außenseite der Niere gelegenen Gefäß (Nierenvene), in welches später auch die Vena iliaca einfließt. Mit dem Auseinanderweichen des hinteren Endes beider Venen bilden die getrennten Abschnitte der beiden Cardinalvenen eine Y-förmige Figur, deren vordere Spitze in die Hohlvene, die die Schwanzvene übergeht und deren laterale Winkel den Abfluss der Stammvenen mit den JACOBSON'schen Venen bezeichnen. Nach der Larvenmetamorphose atrophiren die vorderen Abschnitte dieser Rautenfigur und zwar zuerst der linke Schenkel, der rechte als Andeutung einer aus der Hüftvene entspringenden Hohlvene, wie sie bei höheren Wirbelthieren besteht, bis in einjährigen Unken vorhanden ist. Die beiden hintere Schenkel erhalten sich aber, nachdem ihre Vereinigung mit der Caudalvene sich gelöst, als zwei hinter dem Mastdarm laufende Venen. Es sind die einzigen in dem vollendeten Venensystem übergehenden Reste der getrennten Venen.

Um die Entwicklung der Venen zunächst bei Rana studirt zu haben, was ich hier gefunden, stimmt so ziemlich mit dem, was über Bombinator angiebt. Die Entstehung und Lage der Venen ist dieselbe wie dort, eben so lösen sich auch hier die Cardinalvenen in ein die Lücken zwischen den Schläuchen der Nieren ausfüllendes Gefäßnetz auf. Auch die äußerst wichtige Thatsache, dass der Urnierenabschnitt der Hohlvene durch die Vereinigung der entsprechenden Cardinalvenenabschnitte entsteht, bestätigt die Angabe GOETTE's BALFOUR, weil widersprechend den Angaben ANTHKE's, für die Amnioten als nicht vollkommen sichergezeichnet, konnte ich mit der größten Bestimmtheit nachweisen. Die Verschmelzung beginnt unweit der Stelle, wo der vordere Abschnitt der Hohlvene seine Verbindung mit der rechten Nierenvene eingeht, ist Anfangs auf ein kleines Stück beschränkt, dann aber allmählich mehr und mehr aus.

Die vorderen Abschnitte der Cardinalvenen gehen bei Rana nach der Metamorphose der Larve vollständig zu Grunde, eben so auch bei allen einheimischen Batrachiern, mit Ausnahme von Salamandern, bei welcher Form, wie ich schon früher besprochen, die Vereinigungsstelle zum Urnierenheil der Hohlvene durch die Abschnitte der Cardinalvenen zeitlebens erhalten bleiben. Die Entwicklung der zuführenden Nierenvenen konnte ich bei Rana eingehenden Untersuchungen anstellen und behalte mir

H. Camp  
2. 12. 1914

12

te

vor, auf einen Punkt bei Besprechung der Verhältnisse bei Salamandra zurückzukommen.

Bei Pelobates schwindet die Verbindung zwischen der Jauchen- und der Hohlvene noch vor Beginn der Metamorphose, während die vorderen Abschnitte der Cardinalvenen zu dieser Zeit, wenn gleich sehr schwach, vorhanden sind.

Bei Salamandra<sup>1</sup> ist die Anlage der Cardinalvenen eine von der bei den Batrachiern verschiedene. Während dort die Cardinalvenen an der medialen Seite der Segmentalvenen liegen, umschneiden sie (vgl. Fig. 14) hier gewissermaßen die Segmentalvenen in ihrer ganzen Länge. Diese Umscheidung ist im vorderen Theile der Segmentalvenen eine vollständige, im hinteren aber auch eine unvollständige, so zwar, dass gewöhnlich ein Theil der ventralen Wand des Segmentalganges frei bleibt. Bei Salamandra lösen sich die Cardinalvenen, indem sie an den Extremitäten herantreten, in die Lücken zwischen den Segmentalvenen dieses Organes durchziehendes Gefäßnetz (vgl. Fig. 15) auf, welchem dann ein an der Außenseite der Vorniere aus dem Ductus Cuvieri hervorgeht, welcher in den Ductus Cuvieri einmündet. Sind die Verhältnisse bei Embryonen, wo die vorderen Extremitäten als kurze Stummel, die hinteren Extremitäten aber noch nicht angelegt sind. Während sich nun im Bereiche des vorderen Abschnittes des Segmentalganges die Verhältnisse längere Zeit gleich bleiben, lassen sich im hinteren Abschnitte, mit dem Beginn der Entwicklung der hinteren Extremitäten, deutliche Veränderungen wahrnehmen. Die Cardinalvenen theilen sich dort der Länge nach in zwei, durch eine ganz dünne der Segmentalvenen abgehende Scheidewand in zwei Abtheilungen, welche allmählich aus einander rücken, so dass der Segmentalgang zu beiden Seiten von zwei Venen begleitet wird, welche dorsal von der Einmündungsstelle des Segmentalganges in den Ductus Cuvieri aus einem gemeinschaftlichen Stamme hervorgehen und sich einander vielfach durch dorsal vom Segmentalgang gelegene, gewissermaßen Reste der früheren Umscheidung darstellende Kommunikationsöffnungen, mit einander zusammenhängen. Indem die hinteren Extremitäten anzulegen beginnen, weichen die

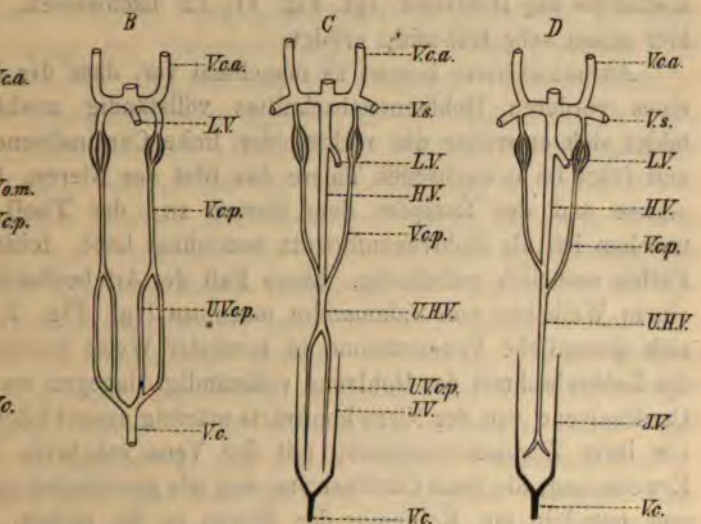
<sup>1</sup> Ich untersuchte die Verhältnisse hauptsächlich an den Embryonen von Salamandra atra, welche sich wegen der geringen Menge von Nahrung für diese Untersuchung noch am besten eigneten.



ten am Segmentalange gelegenen Venen (vgl. Fig. 13) Be aus einander, wie sich zwischen sie hinein die Ur- e entwickelt; allmählich wird auch die dorsal vom Seg- e gelegene Verbindung zwischen medial und lateral ge- ne immer enger und schwindet schließlich vollständig. von dem Segmentalange gelegene Vene stellt nun die ehe) zuführende Nierenvene dar; die medial gelegenen den endlich durch die wachsende Urnierenanlage immer der genähert und verschmelzen schließlich zum Urnieren- der Hohlvene, diese Verschmelzung erfolgt übrigens erst

Fig. 7.

Entwicklung der Venenstämme bei *Salamandra atra*.



is anterior, LV Lebervene,  
is posterior, VS V. subclavia,  
o mesenterica, HV Hohlvene, UKcp Urnierenabschnitt der hin-  
JV JACOBSON'sche Vene, UHV Urnierenabschnitt der Hohl-  
vene.

ät, nachdem der sich ganz selbständig entwickelnde Ab- vorderen Hohlvene sich mit der rechten Cardinalvene in gesetzt hat und ist ursprünglich nur ganz beschränkt. werden auch im vorderen Abschnitte die Segmentalgänge rdinalvenen nicht mehr gänzlich umscheidet, sondern ihre and ist frei geworden und es scheint, wie wenn sie sich von den Cardinalvenen isoliren würden. Bei *Salamandra* vor der Hohlvenenverbindung gelegenen Abschnitte der

Cardinalvenen eben so wenig zu Grunde, wie bei Bombinator erhalten sich zeitlebens als zwei zu beiden Seiten der medial von den MÜLLER'schen Gängen gelegenen Venen, jederseits mit der Subclavia zusammenmünden. Im Wesentlichen scheinen daher die Verhältnisse der Hohlvenenbildung bei Salamandra denen bei den Batrachiern analog zu sein und nur die Abzweigungen der zuführenden Nierenvene wäre bei den letzteren stehen der Hohlvene gegenüber. GOETTE ein etwas anderes, doch schien es mir, als wenn die Hohlvenenbildung bei Salamandra Larven von Rana an der Außenseite des Segmentes eine längs verlaufende Vene vorhanden gewesen wäre, deren Fortsetzung ich aber zu verfolgen nicht im Stande war.

Schöner als bei Salamandra lässt sich bei Siredon die Verschmelzung der Urnierenabschnitte der Cardinalvenen zum Urdarmabschnitte der Hohlvene (vgl. Fig. 11, 12) nachweisen, da hier schon sehr frühzeitig erfolgt.

Ausnahmsweise kommt es manchmal vor, dass die Entwicklung eines vorderen Hohlvenenabschnittes vollständig ausbleibt und bildet sich entweder die rechte oder linke Cardinalvene und führt im erwachsenen Thiere das Blut der Nieren, Geschlechtsorgane und des Rumpfes dem Herzen zu; der Theil der Hohlvene, welchen ich als Hohlvenenfortsatz bezeichnet habe, fehlt in diesen Fällen natürlich vollständig. Einen Fall der Art beobachtete ich an einem Weibchen von Salamandra maculosa (vgl. Fig. 7). Vorhanden waren sich sämmtliche Venenstämme in normaler Weise vorfinden, der Leberabschnitt der Hohlvene vollständig, dagegen war die linke Cardinalvene von der Niere kopfwärts mächtig ausgebildet und mündete vor ihrer Zusammenmündung mit der Vena subclavia eine beträchtliche Erweiterung, die linke Cardinalvene war wie gewöhnlich ganz normal und mündete am Kopfe der Nieren in die rechte. Es scheint demnach in diesem Falle trotz des Mangels eines vorderen Hohlvenenabschnittes eine Verschmelzung der beiden Cardinalvenenabschnitte zu Stande gekommen zu sein.

Zwei ganz ähnliche Fälle fand ich bei zwei Exemplaren von Siredon pisciformis, nur dass es hier beide Male die linke Cardinalvene war, welche sich mächtig entwickelt hatte<sup>1</sup>. Über die

<sup>1</sup> Eine andere Varietät, welche mit dem Fehlen eines vorderen Hohlvenenabschnittes einherging, fand sich ebenfalls bei einem Exemplar von Salamandra. Der Urnierenabschnitt der Hohlvene mündete in den Stamm der Pfortader. Die vorderen Abschnitte der Cardinalvenen waren ihrer ganzen Länge nach erhalten geblieben.



GOETTE, dass ihre Anlage paarig sei, sie sammeln das den Seiten aus dem Dotter und führen es über der Leber- Herzen zu. An Stelle der Dottervenen treten dann alle Darmvenen und zwei größere Stämme finden sich in der Nähe des Venensackes. Mit dem Auftreten der Leber bilden die Dotterdarmvenen in ein die Leber durchziehendes Gefäß und endlich geht die rechte Vena omphalomesenterica in die Leber während die linke zur Pfortader wird und dieser schließt sich wieder die Abdominalvene an.

Der Aufbruch auf die Entwicklung der Dotterdarmgefäße besteht, wie wir sahen, bei den Anuren und den Urodelen ein großer Unter-

schiede. Bei Salamandra und Triton jedenfalls ist die Dotterdarmvene in der Anlage einfach. RUSCONI zeichnet ihren Verlauf und ihre Entwicklung bei Embryonen von Salamandra maculosa und bemerkt, dass die nach ihm benannte Vene am erwachsenen Thiere eigentlich nichts Anderes als ein Überbleibsel der primitiven Dotterdarmvene sei. Das früheste Stadium in der Entwicklung dieser Vene, nämlich das vor ihrer Auflösung in ein Kapillarnetz in der Leber, zeichnet und beschreibt RUSCONI nicht. In diesem Stadium stellt die Dotterdarmvene ein Gefäß dar, welches an der ventralen Seite des Dottersackes entspringt, von ihm eine Reihe von Ästen aufnimmt und ziemlich genau in der Medianlinie nach vorn verläuft, an die Leberanlage verläuft, von da an wendet es sich nach links und dorsalwärts, umgreift dabei die Leberanlage, verläuft, wieder in der Medianlinie zwischen Darm- und Leber verlaufend, in den Sinus venosus einzumünden (Fig. 1). Diese Vene nun entspricht, wie ich glaube, einerseits ihrer Lage nach, denn sie liegt ja in der That genau subintestinal und andererseits deshalb der Subintestinalvene der Fische, weil sie auch die Aufgabe der Subintestinalvene zu sein scheint, welche bei Salamandra und den Urodelen der Zeit ihres Entstehens nach die erste ist. Eine Verknüpfung mit der Caudalvene existirt jedoch nicht, da die Caudalvene bei den Urodelen viel später entsteht als die Subintestinalvene (Fig. 2). Was das Überbleibsel dieser Dotterdarmvene, die RUSCONI'sche Vene anbelangt, so findet sich dieselbe in der einfachsten Form bei Salamandra maculosa, wo sie that- sächlich ihrer ganzen Länge nach noch ein subintestinales Gefäß ist und ausnahmsweise, wie schon früher erwähnt, das Duodenum durchdringt und an dessen dorsalen Seite in den Stamm der Pfort-

h. C. 1894

12



ader einmündet, ein Verhältnis, welches bei *Salamandra atra* und *Pleurodeles* als Norm gilt. Am rudimentärsten und kaum als solche zu erkennen ist diese Vene bei *Pleurodeles* und bei *Proteus* fehlt sie vollständig, eben so wie bei *Proteus*.

Über die Entstehung der Abdominalvene giebt GOETTE eine paarige sei. Diese paarigen Venen münden von unten zuerst in den Venensack, caudalwärts treten sie mit den Venen der Extremitäten in Verbindung und nehmen namentlich das Harnvenennetz auf. Später verschmelzen die hinteren Abschnitte zu einem gemeinsamen Stamme, während vorn die rechte Vene sich erhält. Ich hatte leider keine Gelegenheit, das Auftreten der Abdominalvene bei *Salamandra atra* bestimmt zu beobachten, bei den ältesten Embryonen, welche ich untersuchte, fand ich allerdings in der vorderen Bauchwand zwei längsverlaufende Venenstämmchen, welche die Abdominalvene hielt, konnte aber, da sie nur eine kurze Strecke mit Blut erfüllt waren, ihren Verlauf kopfwärts nicht verfolgen. Jedenfalls erscheint mir auch für die Urodelen eine paarige Entstehung der Abdominalvene als höchst wahrscheinlich.

Vergleicht man die Verhältnisse des Venensystems bei den Larven der Amphibien, so scheint es wohl unzweifelhaft, dass die Verhältnisse, wie sie uns bei den meisten Urodelen, insbesondere bei *Salamandra* entgegentreten, als die ursprünglicheren zu zeichnen sind. Hier erhalten sich die vorderen Abschnitte der Cardinalvenen zeitlebens wie bei *Salamandra*, allerdings als zwei Stämmchen ziemlich unverändert, oder die vorderen Abschnitte der Cardinalvenen verschmelzen mit einander zu einem unpaaren Stamme wie dies bei *Triton* der Fall ist; gewissermaßen ein Übergang zwischen *Triton* und *Salamandra* in Hinblick auf diese Verhältnisse findet sich bei *Proteus*, wo die beiden vorderen Cardinalvenen durch zahlreiche Anastomosen vor der Aorta mit einander verbunden sind. Stellt man sich vor, dass auch bei *Triton* im Larvenstadium derartige Anastomosen bestehen, welche allmählich stärker werden, während die eine Cardinalvene zu Grunde geht, so ist das Ende dieser nun mit Recht als *Vena azygos* zu bezeichnenden unpaarigen Vene erklärt. Bei den Gymnophionen ist wohl die vordere Niere als eine erhalten gebliebene rechte Cardinalvene zu bezeichnen, schon ihr Zusammenmünden mit der *Vena jugularis dextra*.

Bei den Anuren erhält sich allein bei *Bombinator* der vordere Abschnitt der Cardinalvenen, bei allen übrigen Formen geht er zeitig zu Grunde.



Der zweite wichtigere Grund, warum die Verhältnisse bei den Amphibien als ursprüngliche aufzufassen sind, liegt in dem Erbleiben eines Stückes der Subintestinalvene (Dotterdarmvene, Nierische Vene). Bei den Gymnophionen ist nichts über einen Befund bekannt geworden, eben so wenig wie bei den Fischen, wo die Dotterdarmvene in ihrer Anlage bereits doppelt erscheint. Vergleichen wir die Verhältnisse des Venensystems der Amphibien mit dem der Fische, so finden wir, dass der Hauptunterschied in der bei den Amphibien auftretenden Hohlvenenbildung besteht. Dieser Unterschied erscheint jedoch nur im ersten Blick als ein bedeutender, wenn man bloß das entwickelte Venensystem im Auge behält. Nimmt man jedoch Rücksicht auf die Entwicklungsgeschichte, so ergibt sich, daß die ersten aufsteigenden Venenstämme bei Salamandra in ihrer Beziehung zu einem Segmentalgang und zum Dottersacke sehr an die Verhältnisse bei den Selachierembryonen erinnern. Was zunächst die Cardinalvenen anlangt, so zeigen dieselben eine paarige Anlage und in ihrem Verhältnisse zum Segmentalgang weniger bei Salamandra (wo die Cardinalvenen, indem sie zum Segmentalgang umschneiden, etwas modificirt erscheinen), als bei Fischen und den Anuren der Cardinalvenenanlage bei Selachiern ähnlich; auch das Auftreten eines Nierenportadersystems erscheint bei Amphibien und Selachiern, eben so wie bei Fischen, ähnlich auch bei den Ganoiden und bei sämtlichen Teleostei, welche ein Nierenportadersystem mit der Vena caudalis und Vena renalis advehens besitzen. Etwas der Verschmelzung des hinteren Abschnittes der Cardinalvenen bei den Amphibien Ähnliches findet man jedoch nur bei den Selachiern, in der durch direkte oder indirekte erzeugte Verschmelzung bestehenden Kommunikation der beiden Cardinalvenen, welche somit zugleich als Beginn einer Hohlvenenbildung zu bezeichnen wäre. Es fragt sich nun, ob die bei Fischen symmetrisch und bei Torpedo nur linkerseits auftretende Verbindung zwischen Lebervenensinus und dem verschmolzenen Abgang der Cardinalvenen als Hohlvenenbildung aufzufassen wäre. Wie ich glaube, ist diese Frage bejahend zu beantworten, wenn man bedenkt, dass ja auch die Hohlvene bei den Amphibien in ihrem vorderen Abschnitte selbständig entsteht, während ihr hinterer Abschnitt durch die Verschmelzung der beiden Cardinalvenen gebildet wird. Das Wesentliche an der Hohlvenenbildung ist demnach

- H. Cerny  
2. Dec. 1914

12

te



die Verbindung zwischen Lebervenen und Cardinalvenen und Verschmelzung der Cardinalvenen in ihrem Urnierenabschnitte, das ist aber in der That bei den Rochen vorhanden, wenn auch die Verschmelzung der Cardinalvenen nur als eine beschränkte erscheint. Noch mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt aber diese Auffassung, wenn man die doppelte hintere Hohlvene bei Lepidosiren berücksichtigt. Mit Rücksicht auf diese Auffassung erscheint die Annahme einer ursprünglich symmetrischen Hohlvenenanlage, aber bei den Amphibien nicht mehr nachweisbar ist, als wahrscheinlich.

Was die Ähnlichkeit der Dotterdarmvene von Salamandern mit der Subintestinalvene der Selachier anlangt, so wurde bereits auf eine andere Stelle hingewiesen; eine Verschiedenheit besteht nur darin, dass die Caudalvene, welche nach GOETTE bei den Selachier auch als subintestinales Gefäß entsteht, bei Salamandern mit der Dotterdarmvene in Zusammenhang tritt, sondern sich in die beiden Cardinalvenen theilt. Da sich die eigentliche Subintestinalader aber schon sehr früh als dorsal vom Darm gelegenes Gefäß entwickelt, geht gerade der hinterste Theil dieser Subintestinalvene sehr bald verloren und nur der vorderste erhält sich ganz ungetrübt in der RUSCONI'schen Vene.

Was endlich die Seitenvenen der Selachier anbelangt, so lässt sich Vieles dafür, sie gewissermaßen als Vorläufer der Abdominalvenen bei den Amphibien und der Umbilicalvenen höherer Typen betrachten. Zunächst der Umstand, dass ihr Ursprungsgebiet die Harnblase, deren Umgebung und die hinteren Extremitäten betrifft, ist auch bei den Amphibien ist das Ursprungsgebiet der Abdominalvenen ein ähnliches, nur dass die Venen der hinteren Extremitäten mit den zuführenden Nierenvenen in Zusammenhang treten und der Hauptursprungsort der Abdominalvene, die Harnblase, darstellt, während bei den Amphibien die Harnblase als ein Auswuchs der ventralen Wand des Kloakenabschnittes des Darmkanales entsteht, so dass durch die Ausdehnung des Ursprungsgebietes auf dieses Organ eine wesentliche Verschiedenheit gegeben. Und auch die Einmündung der Seitenvenen in die hinteren Cardinalvenen unmittelbar vor der Einmündung in den Ductus Cuvieri ist der Annahme nicht unähnlich, wenn man bedenkt, dass auch bei den Anuren die paarigen Abdominalvenen in den ersten Stadien ihrer Entwicklung nicht in die Pfortader, sondern in den Sinus venosus einmünden. Die Bauchwandvenen der Knochenfische, wie sie oft an der

ten Stellen des Darmkanales und der Leber (Cyprinus) mit  
ader in Zusammenhang treten, kann man wohl kaum mit  
minalvene der Amphibien in Übereinstimmung bringen.  
eßlich wäre noch auf eine fischähnliche Bildung des Venen-  
bei Proteus und Siren hinzuweisen, nämlich auf die direkte  
ng von Lungenvenen mit der Hohlvene im vordersten Theil  
ierenabschnittes; diese Verbindung erinnert wohl unwill-  
n den direkten Übergang der Venen der Schwimmblase bei  
ten Teleostiern, welche eine solche besitzen, in die diesem  
enachbarten Abschnitte der Cardinalvenen<sup>1</sup>.

n, Januar 1887.

### zeichnen der Litteratur über das Venensystem der Fische und Amphibien.

y. BAER, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische.  
FOUR, Elasmobranch Fishes.

ORF, Bidrag Till Blodkärssystemetr jemförande Anatomie Portven  
95 temet hoi sadur lota (Act. Soc. scient. fennicae T. III. p. 571.  
822.

istoire nat. des Poissons.

CHIAJE, Ricerche anatomico biologiche sul Proteo serpentino. Na-  
oli 1840.

y, Philosophical Transactions. 1834.

, 1) Lecons d'anatomie comparée. p. 262.

Note sur le sinus veineux genital des Lamproies et le reservoir ana-  
logue, qui fait partie du système veineux abdominal des Selaciens en  
général et plus particulièrement des Raies (Comptes rendus de l'Acad.  
es sc. T. XXII. p. 664).

Annales des Sciences nat. T. III. 1885. p. 274.

IL, Academie des sciences. 1845. Memoires sur l'organisation des  
Lamproies.

ERY, Fierasfer acus (Fauna und Flora des Golfes von Neapel).

echerches anatomiques sur le systeme veineux de la grenouille.

dieser Stelle möchte ich auch einer Varietät gedenken, welche ich  
n pisciformis vorfand, wo die rechte Lungenvene durch eine nicht  
nde Anastomose, welche in die Lebersubstanz eintrat, mit der Pfort-  
zusammenhang stand, ein Verhältnis, welches wieder an jene Formen  
vo wie bei den Ganoiden von der ventralen Seite der Schwimmblasen  
die Pfortader oder ihre Äste übergehen.

A. GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke.

M. GUILLOT, Natalis sur un reservoir particulier qui présente l'appareil de circulation des Raies (Academie des sciences. 1845).

J. HYRTL, 1) Das uropoëtische System der Knochenfische. Abhandl. d. k. Akad. der Wissensch. Wien 1850.

— 2) Lepidosiren paradoxa (Abh. der k. böhm. Ges. d. Wiss. 1850).

— 3) Berichtigungen über den Bau des Gefäßsystems von H. Laurentii (Med. Jahrb. des k. k. österr. Staates. 1844).

— 4) Über die sogenannten Herzvenen der Batrachier (Bd. 49 Ber. der k. Akad. der Wissensch.).

JACOBSON, 1) MECKEL's Archiv. T. III. p. 154.

— 2) Isis 1822.

S. JOURDAIN, Recherches sur la veine porte renale. Annales des sc. nat. t. 12. 1859.

M. LEREBoullet, 1) Recherches d'Embryologie comparée sur le développement de la Truite (Ann. des sc. nat. S. IV. t. 16).

— 2) Sur le Developpement du Brochet, de la Perche etc. (Ann. des sc. nat. S. IV. t. 1).

FR. LEYDIG, Beiträge zur mikr. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Fische und Rochen.

Mc.DONNELL, Dublin. Lepidosiren annectens. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. X.

C. MAYER, 1) Beiträge zu einer anatom. Monographie der Rana pipiens. Acta Acad. naturae curios. vol. XII. 2<sup>a</sup> part. 1885).

— 2) Analek. f. vergl. Anatomie. 1<sup>re</sup> part. Bonn 1825.

MECKEL, Anat. comp. T. IX. p. 266.

ALEXANDER MONRO, The structure and physiology of Fishes explained and compared with those of man and other animals (Edinb. 1785).

J. MÜLLER, 1) Vergl. Anatomie der Myxinoïden. Dritte Fortsetzung des Systems.

— 2) Über den glatten Hai des Ariostoteles etc. Berlin 1840.

J. MÜLLER und ESCHRICHT, Die art. und venösen Wundernetze an den Fischen. Berlin 1835.

NICOLAI, Isis. 1826.

M. R. OWEN, Lectures on the comp. Anat. 1. part. p. 284, 287.

H. RATHKE, 1) Abhandlungen zur Bildung und Entwicklung der Menschlichen Thiere. Leipzig 1832—1833. II. Th. Blennius.

— 2) Über den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Fische. thiere. Königsberg 1836.

— 3) Über die Leber und das Pfortadersystem der Fische. MECKEL's Archiv. 1826.

— 4) Über den inneren Bau der Pricke.

— 5) Bemerkungen über mehrere Körpertheile von Coccilia anulata. MECKEL's Archiv. 1852.

RETZIUS, 1) Observationes in anatomiam Chondropterygiorum. Lundae 1826.

— 2) Beiträge zur Anatomie des Ader- und Nervensystems der Myxinoïden. MECKEL's Archiv. 1826.

REINHARD, De nova systematis venosi functione, quae primum apud Amphibia a. Doct. JACOBSON detecta est anatome renis Pleuropterygiorum Soleae insigniter affirmata.

- 1) Note sur un appareil particulier du vaisseaux lymphatiques chez  
s poissons. — Revue zoologique No. 6. Juin 1845. T. VIII.  
deuxième Note etc. Revue zoolog. No. 6. Juin 1845. T. VIII.  
Note sur la dilatation veineux, qui se trouve dans la cavité ventrale  
s Raies. — Procès verb. de la Société Philomathique 1845 in 8°.  
Note sur le système veineux des poissons cartilagineux. — Comptes  
endus des seances de l'Academie des Sciences de Paris 1845. T. XX.  
Note relative aux systèmes sanguin et lymphatique des Raies et des  
nales, ayan poser object de completer une Note, sur le même sujet.  
Procès verbaux de la Société Philomathique. Paris 1845.  
Note sur quelques particularites du système nerveux des Raies. —  
Revue Zoologique No. 1. Janvier 1846. T. IX.  
Note sur l'organisation des poissons cartilagineux, faisant suite à celles  
nt il a déjà été question. — Procès verbaux de la Soc. Philomath.  
ris 1846.  
Memoires sur les vaisseaux chylières et sanguins des Torpilles (T. P.).  
vember 1848.  
Note sur quelques particularites du système veineux de la Lamproie  
otr. m.). — Procès verb. de la Soc. Philomath. Paris 1846.  
1) Système veineux de la grenouille (Ac. des sc. nat. S. III. T. 4).  
Histoire nat. de la Salamandre terrestre. Pavie 1854.  
FIEDEMANN und TREVIRANUS, Zeitschrift für Physiologie. Bd. II.  
Vergl. Anatomie der Wirbelthiere.  
venae azygos natura. — Lips. 1835.  
m, Biblia naturae.  
TOUSSAINT, 1) Comment de syst. uropoet. pisc. (Ann. Acad. Lugd.  
l. 1834—1835.  
syst. Squali glauci (Tijdschrift voor Natuurlijke Geschied en Physiol.  
VI. 1839. pag. 200).  
T, Anatomie de la Sirène lacertine (Annales des sc. nat. S. IV, 19.  
yologie des Salmons.  
Anatomie des Salmons (Mémoires de la société des sciences nat. de  
uchâtel 1845. Vol. III.  
KEBACH, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische  
rchiv für mikrosk. Anatomie. 1886).

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel II—IV.

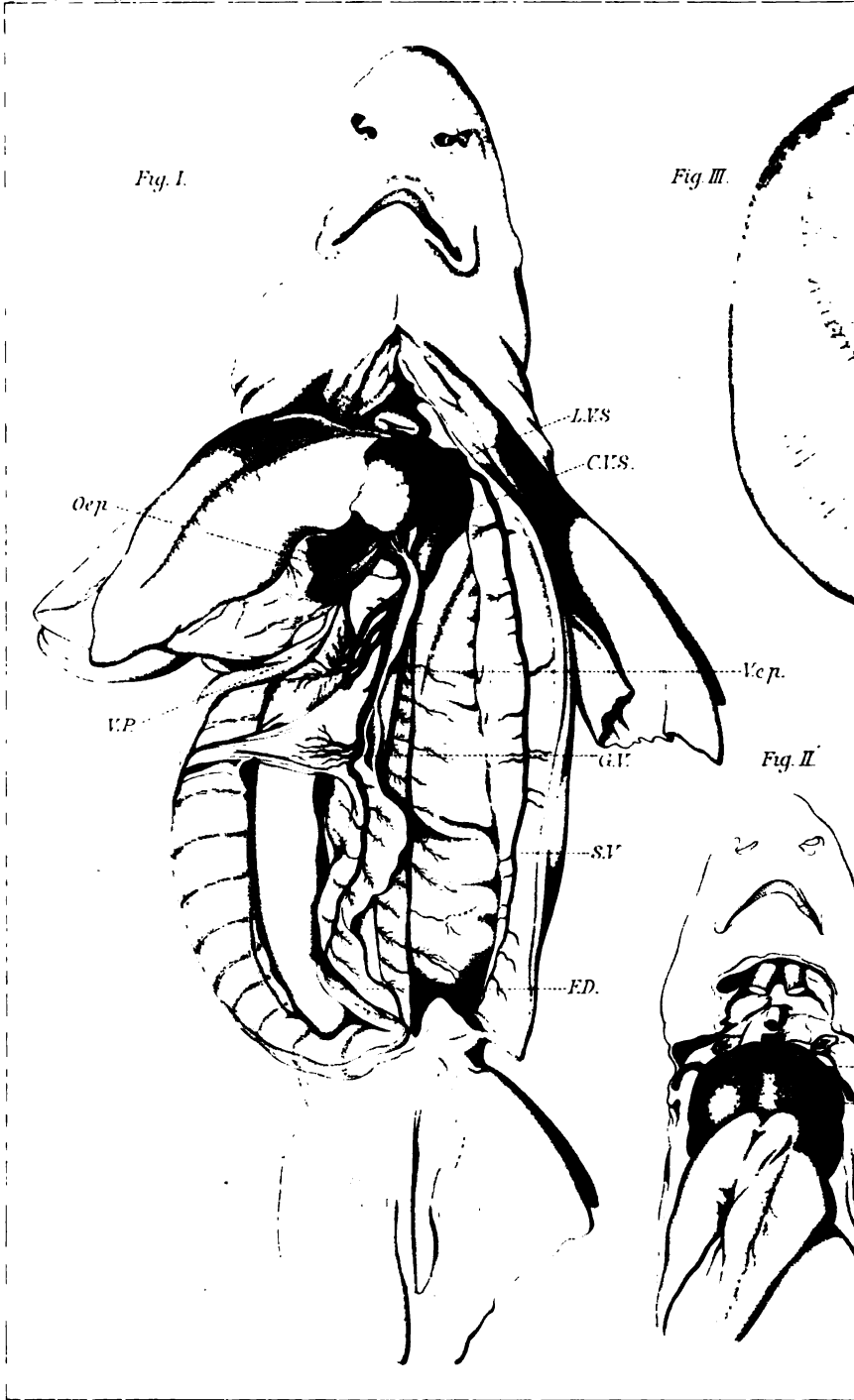
- ustelus laevis.  
ebervensinus von Mustelus laevis von vorn.  
orpedo galvani.  
alamandra maculosa (Männchen). Ansicht der Cardinalvenenreste  
nd des Nierenfortadersystems.  
Nierenfortadersystem, vergrößert, von Sal. maculosa (Weibchen).  
ombinator igneus (Cardinalvenenreste).

- Fig. 6. *Proteus anguineus* (Detailansicht der Venen am caudalen Ende der Leber).  
 Fig. 7. *Salamandra maculosa* (Mangel eines vorderen Hohlvenenabschnittes; vikariierende Ausbildung der rechten, hinteren Cardinalvene).  
 Fig. 8. *Triton cristatus*.  
 Fig. 9. *Proteus anguineus*.  
 Fig. 10. *Salmo salvelinus* (Anlage des Dottersackkreislaufes).  
 Fig. 11. Durchschnitt durch eine Axolotllarve (die beiden Cardinalvenen von einander geschieden).  
 Fig. 12. Durchschnitt durch eine Axolotllarve (die beiden Cardinalvenen bereits zum Urnierenabschnitte der Hohlvene verschmolzen).  
 Fig. 13. Durchschnitt durch einen Embryo von *Salamandra atra* in der Höhe der Anlage der hinteren Extremitäten.  
 Fig. 14. Durchschnitt durch einen Embryo von *Salamandra atra* in der Höhe der Vornieren.  
 Fig. 15. Durchschnitt durch einen Embryo von *Salamandra atra* in der Höhe der Vornieren.  
 Fig. 16 und 17. Durchschnitte durch einen Embryo von *Salamandra atra* in der Höhe der Leberanlage und hinter derselben.

## Erklärung der Bezeichnungen.

<i>A</i>	Aorta,	<i>Oep</i>	Ösophagealvenenplexus
<i>CV</i>	Cardinalvene,	<i>SV</i>	Seitenvene,
<i>CVS</i>	Cardinalvenensinus,	<i>U</i>	Segmentalgang,
<i>DC</i>	Ductus Cuvieri,	<i>Su.i.V</i>	Subintestinalvene,
<i>DV</i>	Dottersackvene,	<i>V.a</i>	Vena azygos,
<i>E</i>	Enddarm,	<i>V.ab</i>	Vena abdominalis,
<i>F</i>	Cardinalvenenvereinigung,	<i>V.c</i>	Vena caudalis,
<i>FD</i>	fingerförmige Drüse (LEIDIG),	<i>V.c.a</i>	Vena cardinalis anterior,
<i>GV</i>	Genitalvene,	<i>V.c.p</i>	Vena cardinalis posterior,
<i>H</i>	Verbindung des Lebervenen-	<i>V.c.i</i>	Vena cava inferior,
	sinus mit der Cardinalvenen-	<i>V.J</i>	Vena Jugularis,
	vereinigung,	<i>V.il</i>	Vena iliaca,
<i>HV</i>	Hohlvene,	<i>VN</i>	Vorniere,
<i>JV</i>	JACOBSON'sche Vene,	<i>V.l</i>	Vena lumbalis,
<i>L</i>	Kommunikation zwischen Leber-	<i>V.o.m</i>	Vena omphalo mesaraica,
	venensinus und Sin. venosus,	<i>V.P</i>	Vena Portae,
<i>LVS</i>	Lebervenen sinus,	<i>V.r.a</i>	Vena renalis advehens,
<i>LV</i>	Lebervene,	<i>V.r.r</i>	Vena renalis revehens,
<i>Lu</i>	Lunge,	<i>V.s</i>	Vena subclavia,
<i>LuV</i>	Lungenvenen,	<i>W.a</i>	Wurzel der Abdominalvene,
<i>M</i>	MÜLLER'scher Gang,	<i>X</i>	Geflecht des Pfortadersystems,
<i>O</i>	Ovarien,		den linken Leberlappen.
<i>OdV</i>	Oviductvenen,		







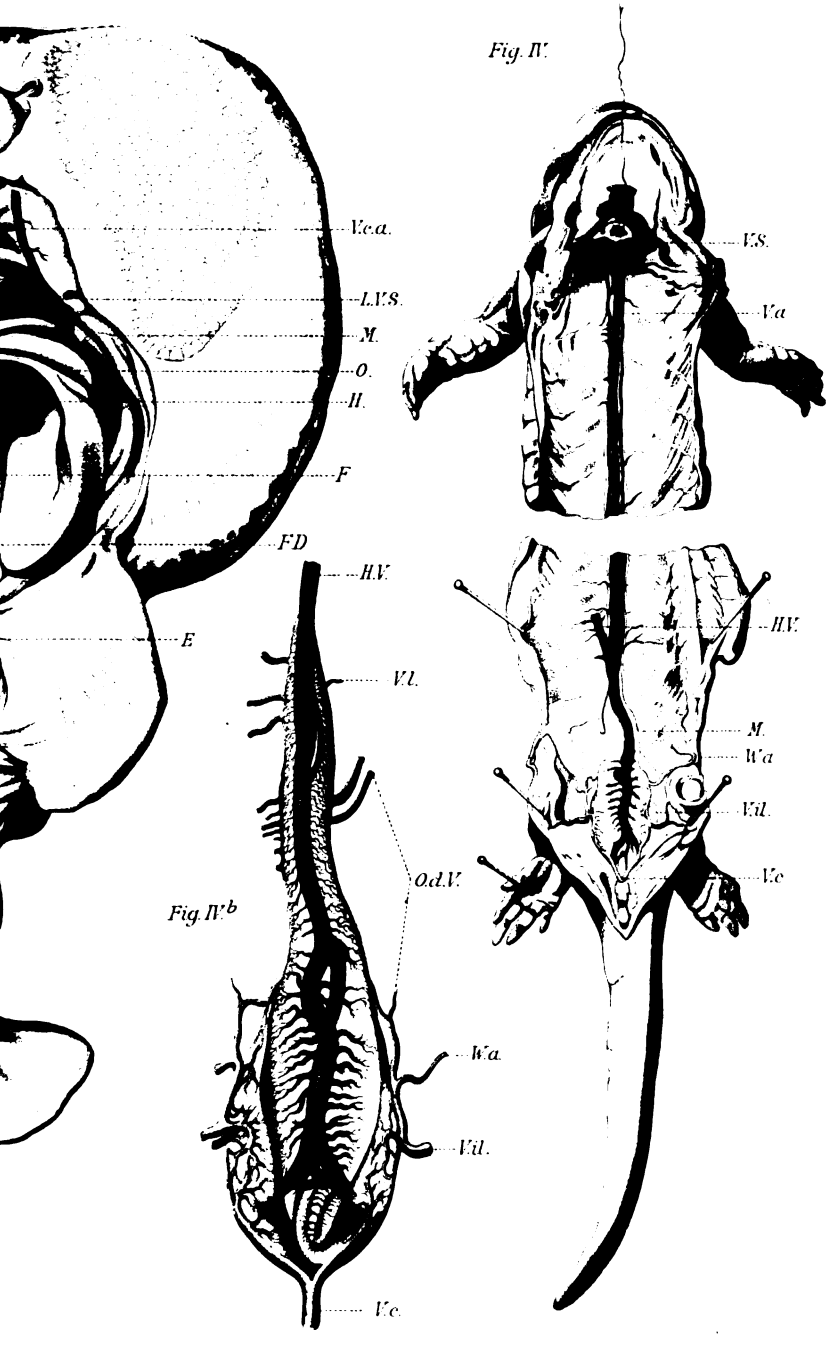
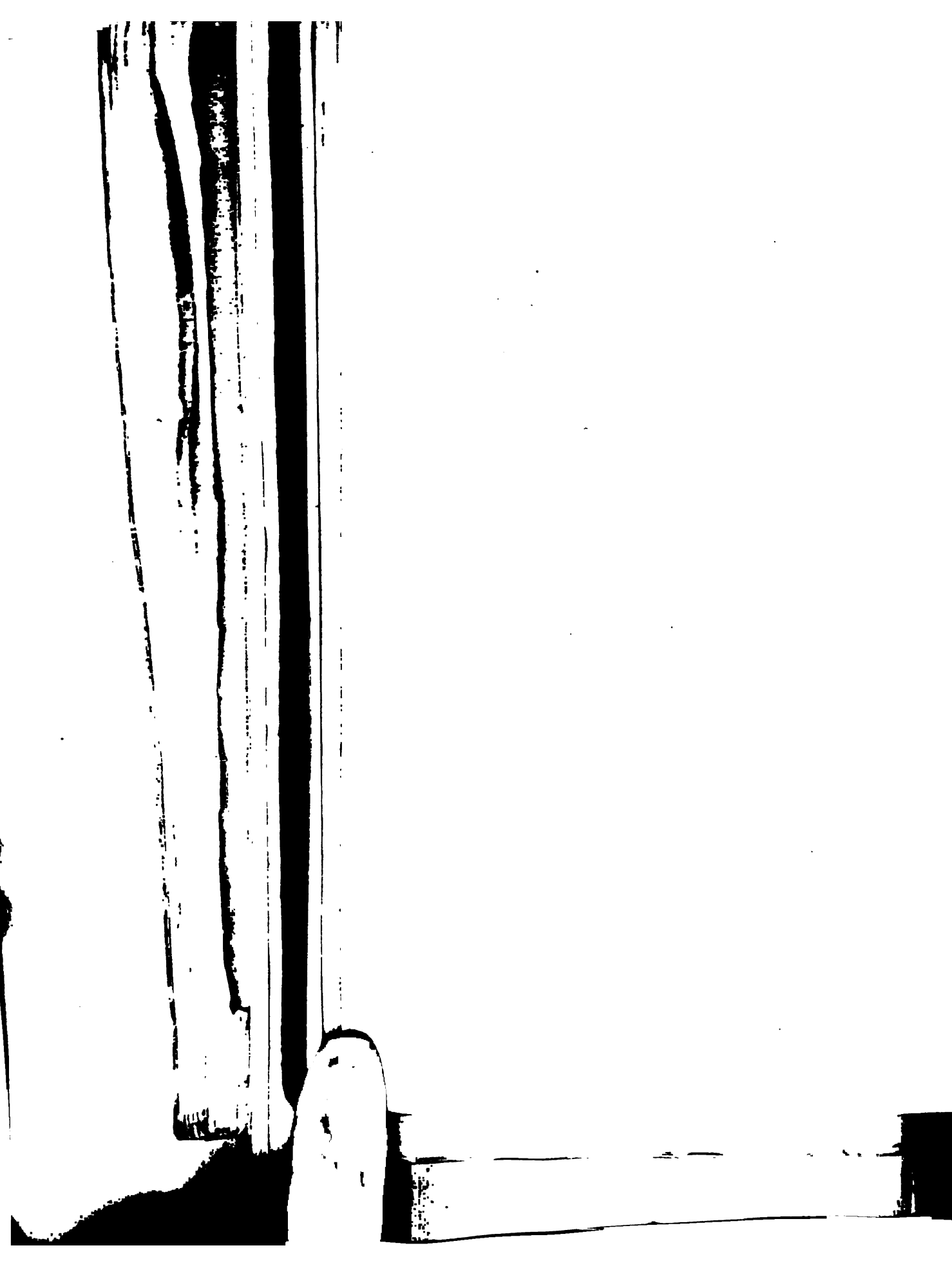


Fig. II. *Bombinator orientalis* (L.)



190

12

11

189

11

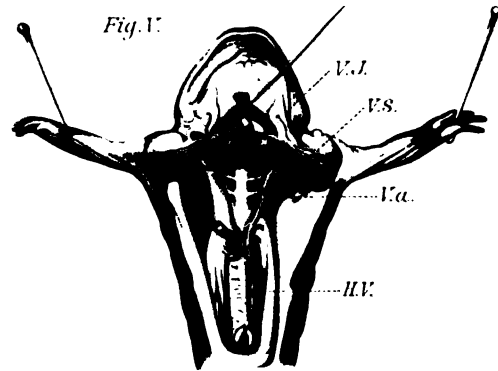


Fig. VII.

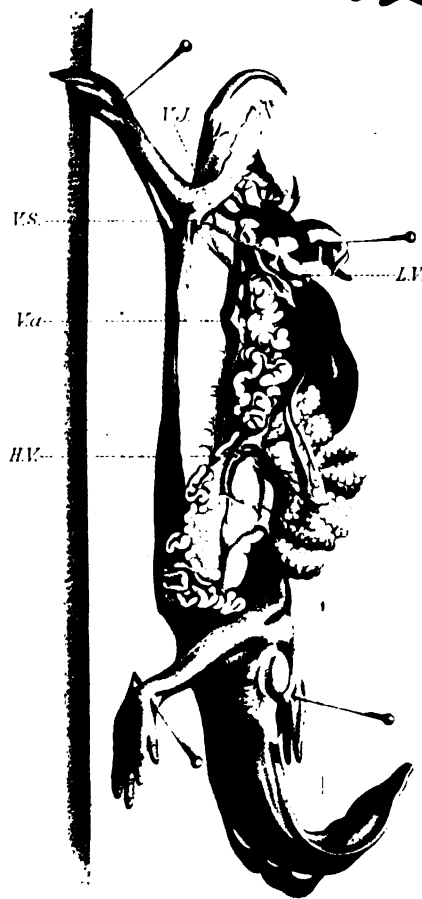


Fig. VI.



Fig. 17.

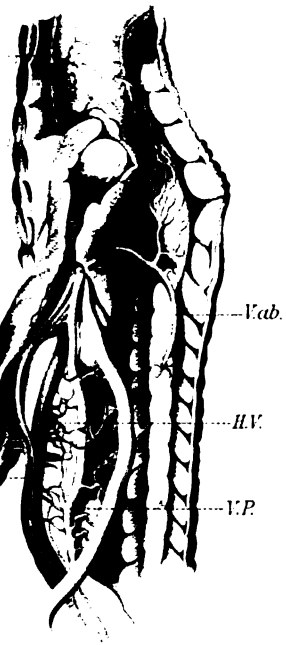


Fig. IX.

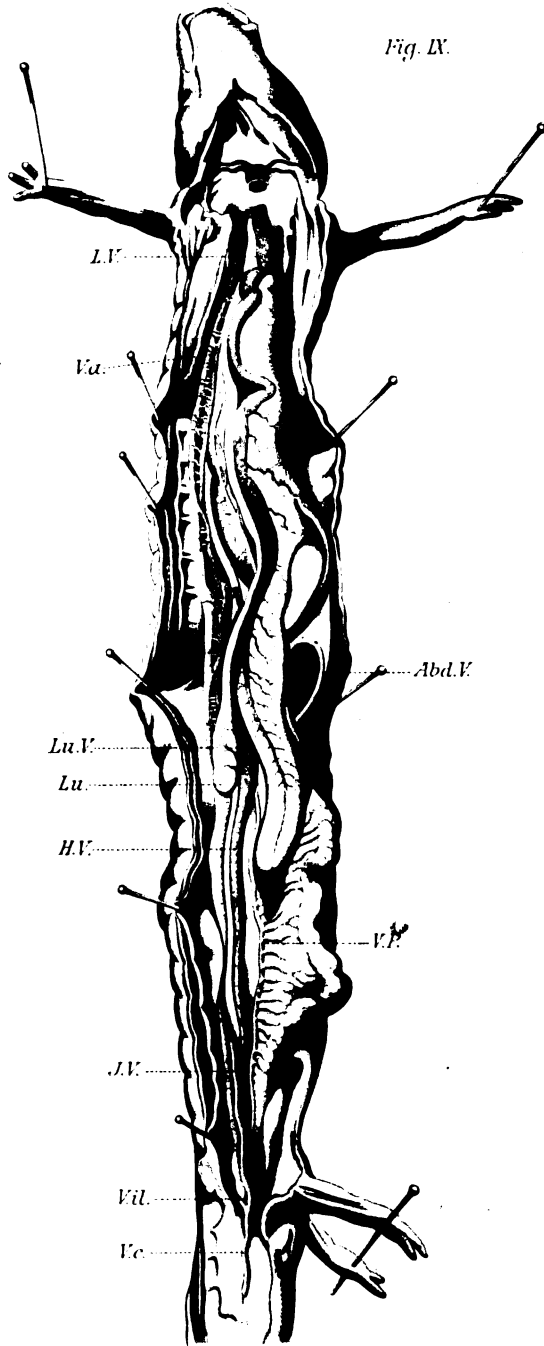
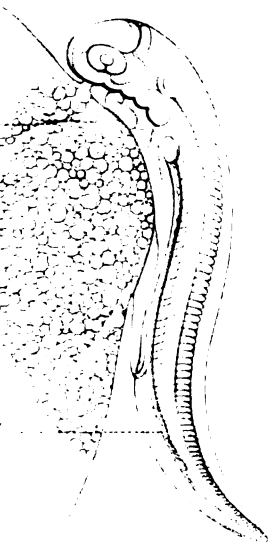
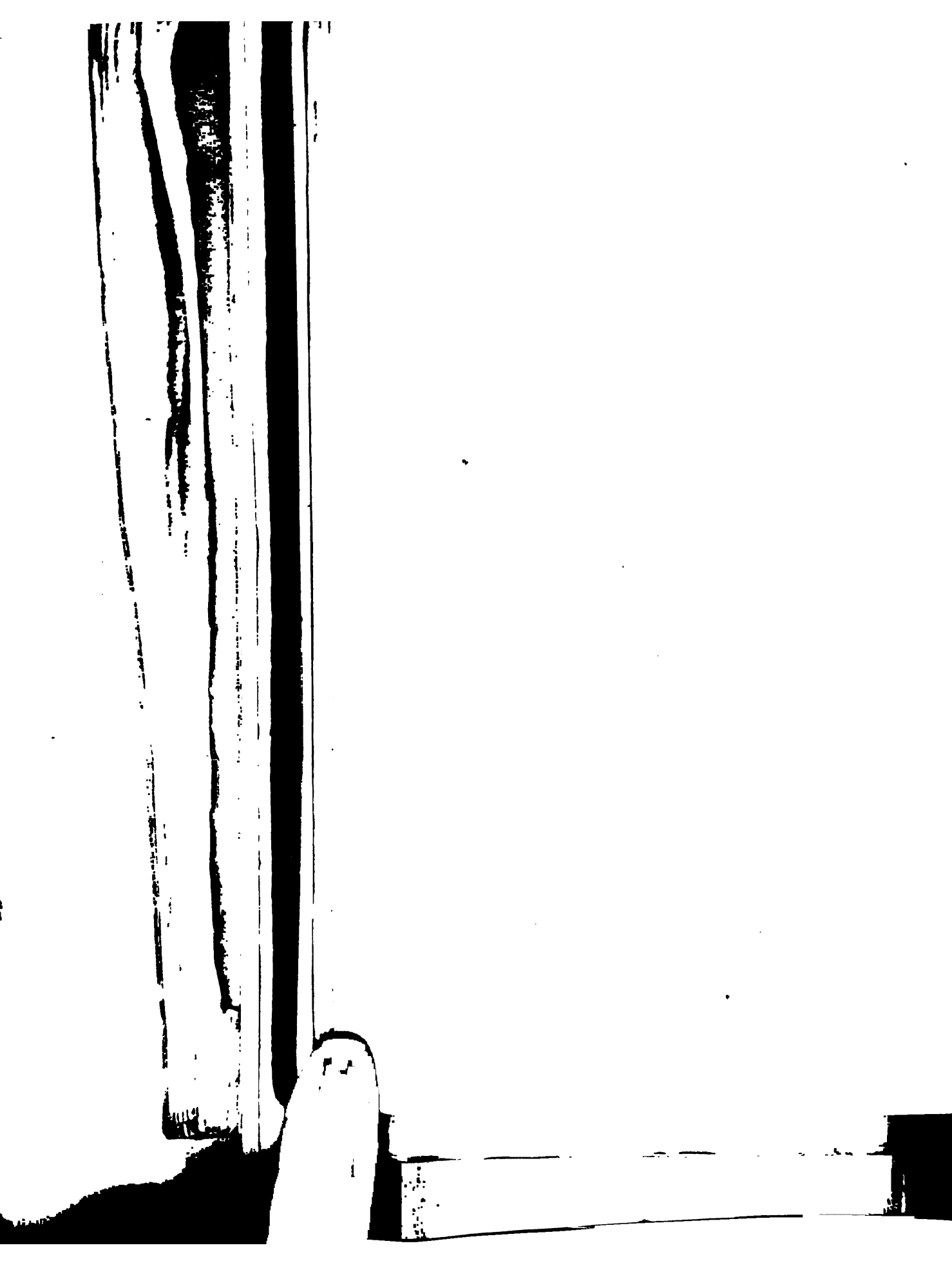
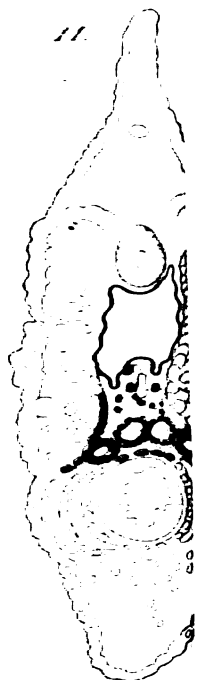


Fig. X.

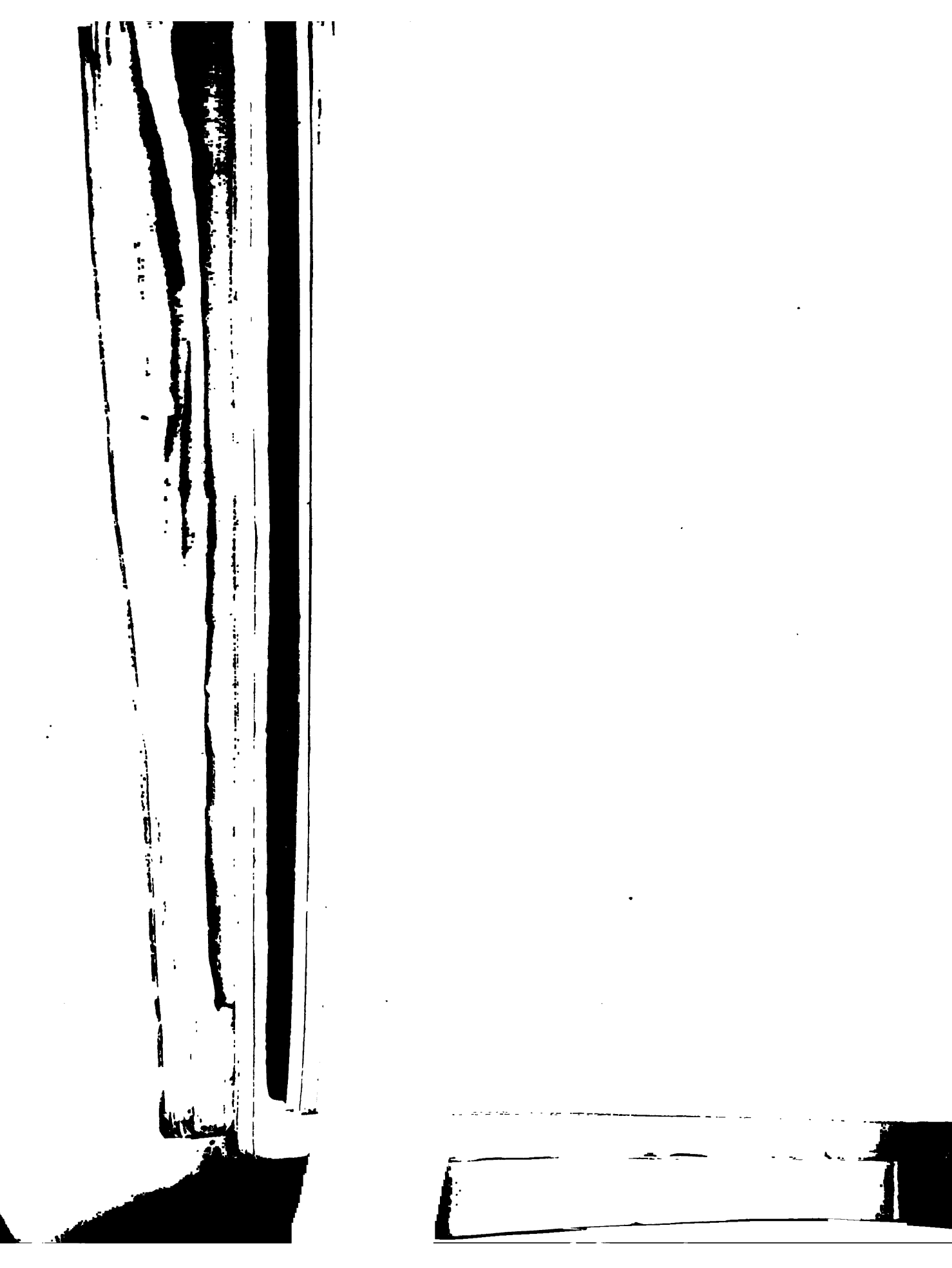




11.







H. Camp

Dec. 1914.

12

te



~~106383~~ 1063835  
Über die Entwicklung  
der  
dominalvene bei Salamandra maculata.

Von

Ferd. Hochstetter.

(Mit Taf. I.)

(Separat-Abdruck aus: »Morpholog. Jahrbuch«. XXI. Bd. I.)

Leipzig  
Wilhelm Engelmann  
1894.





Die Entwicklung der Abdominalvene bei  
*Salamandra maculata*.

Von

Prof. Ferdinand Hochstetter  
in Wien.

Mit Tafel I.

Die Untersuchung der Entwicklung der Abdominalvene und ihres Verhältnisses zur Umbilicalvene bei Reptilien hatten mich dazu gebracht, die Entwicklung der Abdominalvene bei den Amphibien neuerdings meine Aufmerksamkeit zuzuwenden. Vor Allem war es mir zu thun, festzustellen, ob auch bei den Urodelen, so wie dies Cuvier (1) für Bombinator angegeben worden war, die Anlage der Abdominalvene eine paarige sei, wie ich dies seiner Zeit (2) für Salamandra gehalten hatte, und die Beziehung dieser Anlage zu den Pfortader Cuvieri und zur Pfortader klarzustellen. Schon gelegentlich meiner Arbeit über die Entwicklung des Venensystems der Amphibien hatte ich jedoch erkannt, dass mit Hilfe der Schnittserien in dieser Sache nicht viel zu machen sei und eine Klärung der Verhältnisse durch das Studium von Querschnittserien zu erreichen sein werde. Ich trachtete daher, mir lebende Exemplare aus geeigneten Stadien zu verschaffen, um dieselben unter der Lupe, oder bei schwacher Vergrößerung unter dem Mikroskop untersuchen zu können.

Während eines Morgenspazierganges, den ich in der zweiten Hälfte des September 1892 in der Nähe von Salzburg unternahm, gelang es mir, in den Besitz einer größeren Zahl von Salamandern, unter denen sich auch einige trüchtige Weibchen vorfanden. Unter diesen Weibchen befand sich nun eines, in dessen Eileitern sich

über zwanzig Embryonen vorhanden, bei denen eine Abdominalvene noch nicht entwickelt war. Von diesen Embryonen, welche eine Körperlänge von 22 mm hatten, wurden einige fixirt und konservirt, die übrigen aber in einem Gefäße mit strömendem Wasser lebend gehalten und täglich untersucht<sup>1</sup>, wobei die Entwicklung der Abdominalwandgefäße sehr gut verfolgt werden konnte. Außerdem erhielt ich dann noch in den letzten Septembertagen zahlreiche trächtige Exemplare von *Salamandra maculata*, deren Embryonen verschiedene Stadien der Abdominalvenen-Entwicklung zeigten, so dass ich, indem ich diese Stadien sich auch bei den noch vor der Entwicklung der Abdominalvene dem Eileiter entnommenen Embryonen nachprüfen konnte, die Überzeugung gewinnen konnte, dass sich, abgesehen von zweien, bei denen dies nicht der Fall war, alle anderen Embryonen einflusst dadurch, dass sie so vorzeitig dem Mutterleibe entnommen waren, in normaler Weise weiter entwickelt hatten. Im Nachhinein soll nun mit wenigen Worten die Art und Weise geschildert werden, in welcher sich die Abdominalvene bei den untergeordneten Embryonen entwickelt hat.

Vor der Entwicklung der Abdominalvene zeigten die Embryonen ein Verhalten, wie die von RUSCONI (5) Taf. I Fig. 11 abgebildeten. In ziemlicher Entfernung von der Mittellinie verlaufen zu beiden Seiten, in die Leibeswand eingebettet, die beiden A. epigastricae, in denen der Blutstrom von der vorderen Extremität aus caudalwärts gerichtet ist. Der zwischen den beiden A. epigastricae befindliche Abschnitt der Bauchwandung ist gefäßlos und so durchsichtig, dass man ohne Schwierigkeit jene an der ventralen Seite des Darmtrunktes und Dottersackes längsverlaufende Vene wahrnehmen kann, die als RUSCONI'sche Vene bezeichnet wurde und deren Rest sich beim nächsten Stadium bei den Thiere, an der ventralen Fläche des Anfangsabschnitts des Dünndarm längsverlaufend, vorfindet. Diese Vene wurde von mir als die V. subintestinalis der Selachier gleichgestellt und liegen, soweit mir bekannt ist, keine Thatsachen vor, welche dieser Annahme widersprechen würden. Während die zwischen den beiden A. epigastricae befindliche Partie der Bauchwand, wie oben schon

<sup>1</sup> Um die Bauchseite der Embryonen betrachten zu können, war es nöthig, sie auf den Rücken zu legen, was sie im Wasser schwimmen ließen. Ich setzte die Thiere deshalb in ein Gefäß mit Wasser, in dem Tropfen Chloroform zugesetzt worden war, und nun gelang das Umkehren in kurzer Zeit ohne Schwierigkeit. Auch erholten sich die Embryonen, in das Wasser zurückgebracht, sehr rasch wieder und entwickelten sich normal.



Ilkommen gefäßlos zu sein scheint, befinden sich in den Theilen der Bauchwand, von den A. epigastricae ausgehend, Gefäßzweige.

Gefäßzweige der seitlichen Bauchwand, welche unter einammenhängen und so eine netzartige Bildung darstellen, vierten Beobachtungstage bedeutend an Zahl und Mächtigkeit kommen, außerdem aber waren eine Reihe von Gefäßschlingen zu erkennen, welche medianwärts, von den A. epigastricae, in das bis dahin gefäßlose Gebiet zwischen den beiden A. epigastricae übergriffen. Zwischen diesen beiden Reihen von Gefäßschlingen aber bestand noch immer eine ziemlich breite Zone der Bauchwand, welche der Gefäße vollständig entbehrte. In den Tagen nahm die Bildung neuer derartiger Schlingen sehr überhand. Außerdem aber hatte sich auch an den A. epigastricae eine Veränderung vollzogen, die darin bestand, dass ihr am Ende der Extremität zunächst gelegener Abschnitt sich erweitert und der Blutstrom nun nicht mehr in dem ganzen Gefäß caudalwärts fließt, sondern in dem caudalen etwa ein Viertel der Länge des Gefäßes ausmachenden Theile desselben sich konzentrierte, ihm also wahrscheinlich von der Arterie der Extremität Blut zugeführt wurde. In diesem Stadium der Entwicklung zeigt die Fig. 1 die Gefäße der Bauchwand.

Immer zahlreicher werdenden medianwärts gerichteten Gefäßschlingen beginnen sich nun etwa am 12. Beobachtungstage untereinander in Verbindung zu setzen, wodurch die Bildung zweier zu den Mittellinie parallel mit den A. epigastricae verlaufender Gefäßreihen angebahnt erscheint. Diese beiden aus der Vereinigung einer Reihe von Gefäßschlingen entstehenden Venen, welche sich einen schmalen, der Gefäße entbehrenden Raum der Bauchwand freilassen, sind die Anlagen der Abdominalvene. Jedoch nicht ihrer ganzen Länge nach paarig angelegt, verbinden sich in dem ventral von der Leber befindlichen Theile der Bauchwand zu einem unpaaren medianen, äußerst zarten Gefäßstamm, der in der Gegend des Kopfendes der Leber angelangt, nach oben ziehend, verschwindet.

Der Gefäßstamm scheint in den linken Ductus Cuvieri zu münden. Wenigstens sah ich ihn an einigen Exemplaren bei seinem

Verfolgen des Blutstromes in dieser Gefäßstrecke war wegen der oben wegziehenden Gefäße der Leber, in denen der Blutstrom sich sehr rasch bewegte, ungemein schwierig.



in die Tiefe dringen nach links hin abweichen. Um jedoch feststellen, ob das Gefäß wirklich in den linken Ductus Cuvieri mündet, fertigte ich eine Querschnittserie durch einen Embryo an, um zu sehen, ob ich im lebenden Zustande die geschilderten Verhältnisse feststellen konnte. hatte. Doch war die Mühe vergeblich, denn es ließen sich die Äste der epigastricae kaum an einzelnen Schnitten auffinden, und die Verfolgung der Abdominalvenenanlage durch die Schnittreihe war keine Rede. Was die Richtung des Blutstromes in der Abdominalvenenanlage anlangt, so war zu bemerken, dass in dem caudalen Abschnitte der Anlage das Blut nicht der ganzen Länge nach nach kopfwärts strömte, sondern es war vielmehr deutlich zu sehen, dass aus dem caudalen Abschnitt der paarigen Gefäßstämme das Blut in der Richtung gegen die hinteren Extremitäten strömte, was in der Fig. 2, welche die Verhältnisse eines Embryo in dem geschilderten Entwicklungsstadium darstellt, durch die Richtung der angebrachten Pfeile angedeutet wurde.

Sind einmal die Anlagen der Abdominalvene in der oben beschriebenen Form gebildet, so vollziehen sich die weiteren Veränderungen an diesen Gefäßen ungemein rasch. Vor Allem nähert sich die Abdominalvene der Abnahme der Dottermasse die paarigen Abschnitte der Abdominalvene einander immer mehr und nehmen an Stärke rasch zu. In gleicher Zeit verliert aber der unpaare Abschnitt der Abdominalvene seine Mündung in den Ductus Cuvieri und gewinnt eine neue Abflussbahn, indem er sich entlang der caudalen Fläche der Leber mit der Pfortader in Verbindung setzt. In dem ventralen Abschnitte der Leber befindlichen unpaaren Abschnitte der Abdominalvene ändert sich nun der Blutstrom um und richtet sich, entsprechend der neuen Abflussbahn, caudalwärts, um nach kurzer Zeit gänzlich zu der Leber zu fließen. Die neu gewonnene, im ventralen Lebergekröse gelagerte Abflussbahn aber bettet sich in eine Kerbe des Leberrandes ein. Mit der zunehmenden Blutzufuhr gegen die Bauchwand erweitert sich die paarigen Abschnitte der Abdominalvene immer mehr und nähern sich nun die Richtung des Blutstromes in denselben eine einheitliche an, indem alles in die Abdominalvene gelangende Blut in der Richtung gegen die Leber und Pfortader zu abströmt. Dieses Stadium der Entwicklung erscheint in der Fig. 3 wiedergegeben. In der Folge wird die Kaliberzunahme der Abdominalvene eine bedeutendere, zugleich rücken aber auch ihre paarigen Abschnitte einander dem das Dottermaterial schwindet, bis zur gegenseitigen Berührung an einander heran und verschmelzen endlich in der Mitte.

womit der definitive Zustand in diesem Theile der Abdominalvene hergestellt erscheint. Die Verschmelzung der beiden Venen verläuft nach oben und schreitet caudalwärts zu vor.

Der Anschluss an die Abdominalvene entwickelt sich dann später nach oben im Ansatz des ventralen Lebergekröses an der Bauchwand verlaufende Vene, welche durch verschiedene Venen das ventrale Lebergekröse passiren, mit dem Pfortader-System der Leber zusammenhängt. So weit ich sehen konnte, steht die Subintestinalvene in keiner direkten Beziehung zu dem ventral von der Leber gelegenen Abschnitte der Abdominalvenenanlage, der, wie erwähnt wurde, zu Grunde geht.

Dem Gesagten ergibt sich eine ziemliche Übereinstimmung zwischen den bei *Salamandra* gefundenen Verhältnisse mit denen, wie sie von Goette für *Bombinator* geschildert wurden. Nur ist nach Goette auch bei *Bombinator* die Abdominalvenenanlage auch ventral von der Leber gelegen. Dieser Unterschied fällt jedoch, wie mir scheinen, nicht allzu schwer ins Gewicht und wird wohl mit den sehr verschiedenen Dimensionen, welche der Rumpf gerade in der Leber der Embryonen dieser beiden Formen aufweist, in Zusammenhang zu bringen sein. Jedenfalls müssen wir, wenn wir in der Abdominalvene der Amphibien einen Abkömmling der Seitenvene der Selachier vermuthen, die Verhältnisse der Abdominalvene bei *Salamandra* als etwas modificirte, von einer derartigen nach paarigen Anlage abzuleitende betrachten.

Ich möchte ich hier auch noch ganz besonders hervorheben, sowohl aus Goette's als auch aus meinen eigenen Untersuchungen hervorgeht, dass der Zusammenhang der Abdominalvene mit der Pfortader bei den Amphibien ein sekundärer ist und dass die Abdominalvene ursprünglich ein ausschließlich den Bauchdecken zugehöriges Gefäß ist. KLAATSCH (4) hat nämlich in jüngster Zeit in der Abdominalis der Amphibien zum Theil einen Abkömmling der Seitenvene der Selachier sehen wollen (l. c. pag. 414), ohne jedoch zu erklären, welches die Gründe waren, die ihn zu einer derartigen Annahme veranlassen konnten. Thatsächlich lagen, so weit ich wissen kann, keine Gründe vor und wie ich auch neuerdings gezeigt habe, keine Gründe für einer derartigen Annahme vor. Vielmehr scheint mir bis jetzt kein Argument beigebracht worden zu sein, welches gegen die Annahme sprechen würde, dass die Rusconi'sche Vene des Salamanders von der Subintestinalvene, wie wir sie bei Selachiern ableiten lassen.

- h. Cam  
200. 1914

12

te

Was nun die Beziehung der Abdominalvene zur Umbilicalvene der amnioten Wirbelthiere anlangt, so lässt sich allerdings selbst wenig Bestimmtes aussagen. Wie ich an anderem Orte bereits erwähnt habe, entspricht die Abdominalvene der Amphibien ziemlich vollständig der jener Saurierformen, welche ein unpaares Gefäß besitzen. Außerdem sind bei *Lacerta* die Abdominalvenen, welche im Verlaufe der Entwicklung zum Stamme der Abdominalvene verschmelzen und sich, nachdem sie mit einer anderen verschmolzen sind, von der Umbilicalvene ablösend, mit der Umbilicalvene in Verbindung setzen, ursprünglich Zweige der Umbilicalvene, die ihr Blut in dieses Gefäß ergießen, außerdem aber auch mit den hinteren Cardinalvenen zusammenhängen. Da aber, wie ich schon oben bemerkt habe, sich diese beiden Zweige von der Umbilicalvene abgelöst haben und einander zur Abdominalvene verbunden haben, die Abdominalvene selbständig neben der Umbilicalvene besteht, kann, wie ich ebenfalls bereits genügend hervorgehoben habe (3), nicht in Rede sein, dass die Abdominalvene der Reptilien im ausgebildeten Zustande einen Rest der Umbilicalvene darstelle, also aus der Umbilicalvene hervorgegangen sei.

Dagegen vermag ich mir, nachdem ich den Entwicklungsverlauf der Abdominalvene bei *Salamandra* gesehen habe, sehr wohl zu denken, dass gerade der umgekehrte Vorgang Platz gegriﬀen hat und dass, was ja von vorn herein als das Wahrscheinlichere anzunehmen musste, sich die paarige Umbilicalvene auf Grundlage der ursprünglich paarigen Abdominalvene entwickelt haben müsse, und dabei die Abdominalvene vollständig in der Bildung der Umbilicalvene aufgegangen wäre. Es kann wohl kaum zweifelhaft sein, dass sich bei den Vorfahren der Reptilien die Allantois als ein reines exkretorisches Organ mit vorwiegend respiratorischer Funktion aus der Harnblase der Amphibien entsprechenden Divertikel des Embryons entwickelt habe, obwohl wir eine Form mit beginnender Allantoisbildung nicht kennen. Die venösen Gefäße dieser gefäßreiche Allantois werden sich dort, wo ihr Stiel den Leibesnabel passirte, an der Anlage der Abdominalvene angeschlossen haben, was eine Verengung dieser von der Einmündung der Allantoisvenen an haben musste, während jener kurze Abschnitt der Abdominalvene in der Anlage caudalwärts von dieser Mündungsstelle bis zur Verbindung mit den Cardinalvenen verhältnismäßig schwach bleiben musste. In diesem Zustande des Venensystems sehen wir aber bereits die Verhältnisse, wie sie uns bei *Lacerta*-embryonen entgegentreten. D

der mächtigen Allantoisvenen in die paarige Abdominal-  
 e muss die letztere von der Einmündung der Allantois-  
 als deren Fortsetzung erscheinen, während ihr caudaler  
 dadurch gewissermaßen zurücktritt. Nun verschiebt sich,  
 s bei *Lacerta* sehen, der Leibesnabel kopfwärts. Dadurch  
 der Allantoisstiel und mit ihm die Einmündungsstelle der  
 en in die Abdominalvenen kopfwärts vor, so dass da-  
 caudalen Abschnitte der letzteren eine Verlängerung er-  
 d nun vollziehen sich an der Abdominalvenenanlage jene  
 gen, welche sich auch während der Ontogenese bei den  
 vollziehen, es kommt nämlich zu einer Verschmelzung  
 en Abschnitte der Abdominalvenenanlage zum unpaaren  
 r Abdominalvene, zur Verbindung dieses Stammes mit der  
 nd in Folge dessen schließlich zur Ablösung des cranialen  
 zung der Allantoisvenen, also als Umbilicalvenen impo-  
 n dem caudalen, jetzt sein Blut in die Pfortader ergießen-  
 nitte der Abdominalvene. Die vorderen Abschnitte der  
 enenanlage, welche auf diese Weise in die beiden Um-  
 umgewandelt erscheinen, gewinnen nun dadurch, dass  
 ugskanäle für das Umbilicalvenenblut bilden, neue Be-  
 ur Leber, doch ist auch schon das zu Grunde gehen des  
 en Gefäßes, wie es regelmäßig bei allen Amnioten beob-  
 bei Amphibien dadurch angedeutet, dass, wie GOETTE  
 Bombinator der rechtsseitige vordere Abschnitt der Ab-  
 enanlage vorzeitig schwindet. Erst nachdem ich diese  
 en angestellt hatte, wurden mir die Beziehungen der  
 ene niederer Formen zur Umbilicalvene der Amnioten  
 verständlich, eben so wie die Thatsache, dass bei La-  
 nen in späteren Stadien der Entwicklung eine der Abdo-  
 der Amphibien entsprechende Vene neben und unabhängig  
 mbilicalvene zur Beobachtung kommen konnte.

ube es somit wahrscheinlich gemacht zu haben, dass die  
 enenanlage der Amphibien die Grundlage für die Ent-  
 der Umbilicalvenen der Amnioten geliefert habe und dass  
 nialer Abschnitt, der bei Amphibien nur vorübergehend  
 spielt, direkt in diesen Abschnitt der Umbilicalvene um-  
 während ihr caudaler Abschnitt bei vielen Reptilien noch

Verschmelzung bleibt offenbar bei den Krokodilen und Schild-



dieselben Beziehungen erhält wie bei Amphibien, bei den Vögeln und Säugethieren aber nicht mehr zur Ausbildung gelangt<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Wie BEDDARD (6) angegeben hat, kommt bei Echidna eine Vene in den Wandungen der Harnblase wurzelnd, sich in der Mitte der Bauchwand und durch das Ligamentum triangulare hepatis, dessen freies Ende zum linken Abschnitte der Leber begiebt, wo sie in einen Pfortner mündet. BEDDARD hält diese Vene für ein der Abdominalvene entsprechendes Gefäß. Über die Existenz dieser von BEDDARD beschriebenen Vene bei den Säugethieren kann kein Zweifel bestehen. Mir gelang die Injektion dieser Vene an einem geweideten Alkoholexemplar von Echidna bis an die Harnblase, so dass ich zwar die Wurzeln dieser Vene nicht, wohl aber ihren Verlauf durch das Ligamentum triangulare und ihre Beziehung zur Leber sehen konnte. Bei der Beschreibung des Portalbaumes der Leber von Echidna habe ich angegeben und an der beigegebenen Abbildung desselben (Taf. XXI Fig. 1) auch mit meinem Präparat übereinstimmt, ist die BEDDARD'sche Vene als Vene des Ligamentum teres, von dem angegeben wird, dass es eine kurze Strecke in der Bauchwand Lichtung besitze, bezeichnet. In der That stimmt diese Vene, wie ich an meinem Präparat, unmittelbar bevor sie sich in die der linken Sagittalfurche der menschlichen Leber entsprechende Furche einsenkt, eine spindeelförmige Erweiterung aufweist, der Lage nach vollkommen mit dem Ligamentum teres anderer Formen überein. Ob aber diese Vene der Abdominalvene entspricht, oder aber nur einen wegsam gebliebenen Rest der Abdominalvene, der nach der Geburt oder schon während des Fötallebens durch die Beziehungen zu den Harnblasenvenen eingegangen hat, darstellt, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden, wahrscheinlicher erscheint mir das letztere. Bei Ornithorhynchus paradoxus habe ich vergeblich nach einer ähnlichen Vene gesucht.

## Litteraturverzeichnis.

- 1) ALEXANDER GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke.
- 2) FERDINAND HOCHSTETTER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Reptilien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIII.
- 3) — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien. 2. Reptilien (Lacerta, Tropidonotus). Morpholog. Jahrbuch.
- 4) KLAATSCH, Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbelthiere (I. und II. Theil). Morpholog. Jahrbuch. Bd. X.
- 5) RUSCONI, Histoire naturelle du Developpement et Métamorphose de l'Insecte mandre terrestre. Pavia 1854.



ber die Entwicklung der Abdominalvene bei *Salamandra maculata*. 27

DARD, Note on the presence of an anterior abdominal vein in *Echidna*.

Proceedings of the zoological society of London 1894. Part IV.

EX, Beiträge zur Morphologie der Säugerleber. Morpholog. Jahrbuch.  
Bd. XIV.

---

## Erklärung der Abbildungen.

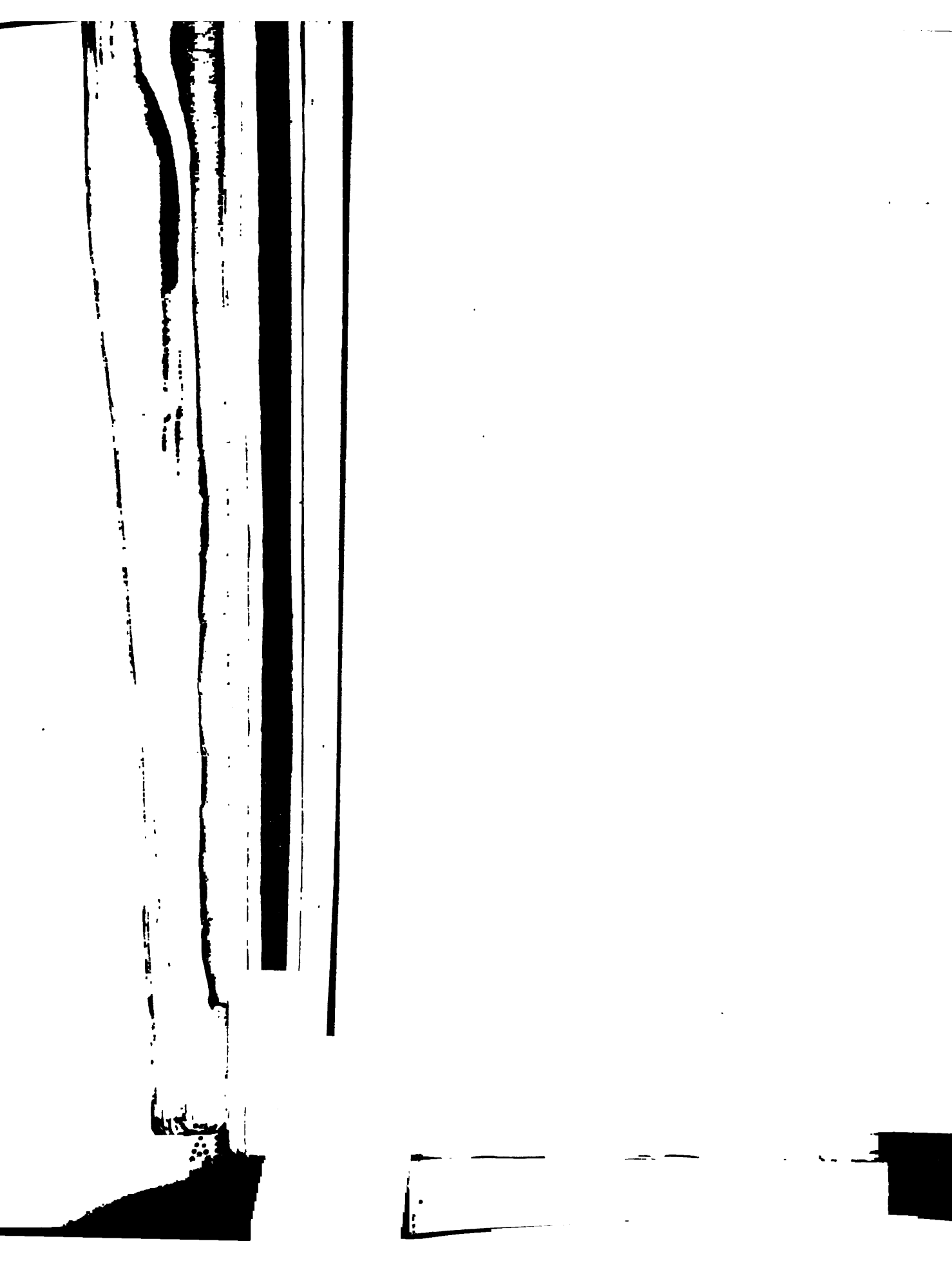
---

### Tafel I.

entralansicht dreier Embryonen von *Salamandra maculata* Vergr. 3·6 .

ile bezeichnen die Richtung des Blutstromes in den einzelnen Gefäßen.





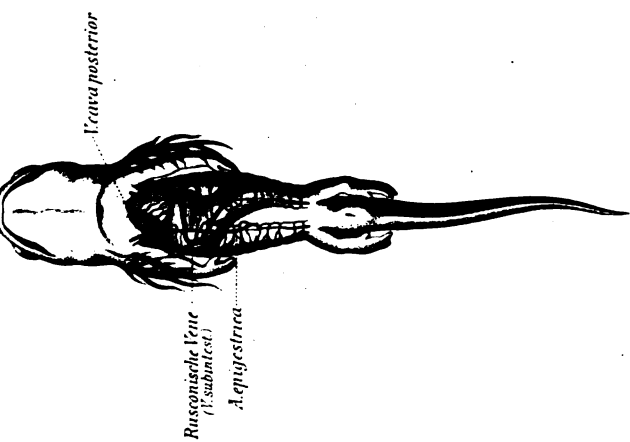
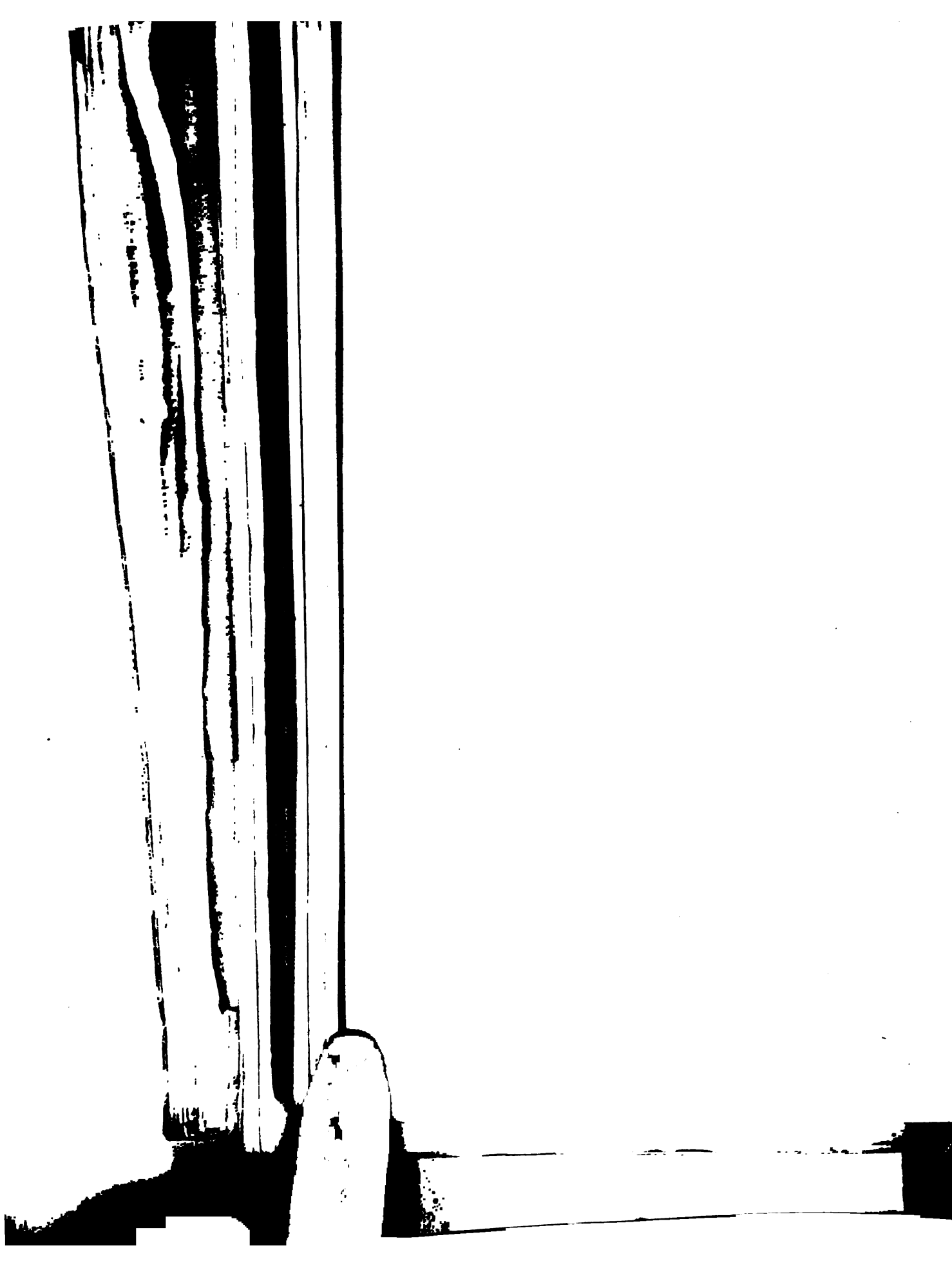


Figure 1. Schematic representation of the experimental design. The subjects were divided into two groups: the control group (CG) and the experimental group (EG). The CG was divided into two subgroups: the control group (CG) and the control group (CG). The EG was divided into two subgroups: the experimental group (EG) and the experimental group (EG). The CG was divided into two subgroups: the control group (CG) and the control group (CG). The EG was divided into two subgroups: the experimental group (EG) and the experimental group (EG).



- h. Carr

Dec 1914

12

te

1887



100. 321

Beiträge  
zur  
Morphologie der Hirnvenen  
der  
Amphibien.

Von

**Dr. Hugo Rex**

Docent und Prosektor am deutschen anatomischen Institut in Prag.

Mit 1 Tafel.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1892.

H. Camp

Dec. 1914.

9

12

te





100.521

H. Camp  
cc. 1914.

Beiträge

zur

Morphologie der Hirnvenen

der

Amphibien.

Von

**Dr. Hugo Rex**

Docent und Prosektor am deutschen anatomischen Institut in Prag.

Mit 1 Tafel.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1892.

9

12

te



Beiträge

zur

# phologie der Hirnvenen

der

Amphibien.

Von

**Dr. Hugo Rex**

Assistent und Prosektor am deutschen anatomischen Institut in Prag.

Mit 1 Tafel.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1892.



Separat-Abdruck aus: Morpholog. Jahrbuch. XIX. Heft

der weiteren Fortsetzung meiner Untersuchungen über die Sinus durae matris wandte ich mich den Amphibien zu. Bisher hatte ich die von mir seiner Zeit in Neapel injicirten Präparate untersucht, stand jedoch von einer genaueren Bearbeitung ab, aus dem Grunde ab, weil die einschlägigen Verhältnisse bei Teleostiern keine Förderung meiner Aufgabe in Aussicht stellten. Das Missverhältnis zwischen den Dimensionen des Gehirns und der Schädelhöhle hat gleich wie bei den Selachiern das Fehlen bestimmter Einrichtungen zur Folge. Die Eigenthümlichkeiten des Knochentischgehirns kehren bei den höher organisierten Wirbelthieren nicht wieder und stellen keine Vermittelung zwischen den Verhältnissen bei diesen und jenen so einfachen bei den niederen dar. Dasselbe gilt auch von den Hirnvenen. Ich habe bei den Amphibien im Bereiche der Hirnvenen so viele Untersuchungspunkte an jene der Selachier auffand, schritt ich unternommen an die genauere Untersuchung derselben; die gewonnenen Resultate dürften es gestatten, die Frage der Stammesgeschichte der Sinus durae matris zu fördern. Die Nasen und Anuren zeigen so ziemlich das gleiche Verhalten

—  
REX, Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Elasmobranchier.  
Jahrbuch. Bd. XVII. 1891.



der Hirnvenen; allein nur bei den ersteren haben dieselben Beziehungen zur Dura bewahrt. Die außerordentliche Entwicklung des Saccus endolymphaticus der Anuren (C. HASSE<sup>1</sup>, A. COGGI<sup>2</sup>) hat auch das Verhalten der Hirnvenen derselben zur Dura wesentlich gestaltet.

Diese Eigenthümlichkeit erheischt getrennte Besprechung der Befunde bei Urodelen und Anuren. Hieran möge sich die Darstellung der Hirnvenen der Amphibien mit jenen der Selachier und Fische anschließen. Vorläufig die Darlegung der Verwerthung der Verhältnisse bei den Urodelen für die Lösung der uns interessirenden Frage knüpfen.

## A. Anatomie der Hirnvenen der Amphibien

### I. Urodelen.

Ich untersuchte Triton cristatus und Salamandra maculosa. Die Darstellung nimmt ausschließlich auf den Befund bei Triton an. Auf Salamandra komme ich später zurück.

Das Missverhältnis zwischen den Dimensionen des Gehirns und der Schädelhöhle, welches sich bei den Fischen vorfindet, tritt auch bei den Amphibien. Das Hirnrohr füllt die Schädelhöhle nicht genau aus; vorhandene Incongruenzen werden durch die Sinus und den Saccus endolymphaticus ausgeglichen. Zunächst die Anatomie dieser Gebilde in Besprechung gezogen.

#### 1) Die Meningen und der Saccus endolymphaticus

Die zarte, durchsichtige Dura mater zeigt keine Fortsätze; sie ist die Trägerin zahlreicher starker, mit Einscheidungen versehener Venen. Die dorsale Fläche des Nodus (Adergeflechtknoten der Aut.), der caudale Abschnitt der Dura, die Fläche der Plexusplatte der Tela chorioidea posterior und der Ventralrandes der Hypophysis sind mit den benachbarten Theilen der Innenfläche der Dura verwachsen; desgleichen die Außenfläche des Saccus endolymphaticus.

<sup>1</sup> C. HASSE, Anatomische Studien. I. Bd. XIX. Die Lymphgefäße des inneren Ohres der Wirbelthiere. Leipzig 1873.

<sup>2</sup> A. COGGI, 1) Über die sogenannten Kalksäckchen an den Sinus des Frosches und ihre Beziehungen zum Ductus endolymphaticus. Anzeiger. V. Jahrgang. 1890. pag. 177. Vorl. Mittheilung. — 2) calcari ganglionari e l'acquedotto del vestibolo nelle Rane. Rend. dei lincei (Anno CCLXXXVI 1889). Roma 1890.

Über die Pia habe ich nichts Bemerkenswerthes mitzuthellen.

Bei den Amphibien findet sich auch schon eine Arachnoidea vor. Anfänglich wäre dieselbe meiner Beobachtung fast entgangen. Sie stellt ein äußerst zartes dünnes Häutchen dar, welches das Hirn wie ein eng angeschmiegtter Sack umhüllt. Stellenweise fand ich die Arachnoidea verdickt, namentlich dort, wo dieselbe über Grübchen und Spalten des Hirnrohres hinwegzieht. Eine Unterbrechung erfährt der Arachnoidealsack im Bereiche des Nodus chorioideus und der Plexusplatte des vierten Ventrikels. Über seine Verbindungen mit diesen Abschnitten konnte ich mich genau orientiren. Die Existenz eines Subduralraumes muss ich als sicher annehmen, während mir jene eines Subarachnoidealraumes sehr zweifelhaft erscheint.

Nun zum Saccus endolymphaticus. Sein Studium wird durch Behandlung mit 5% iger Salpetersäurelösung sehr erleichtert: der Otolithenbrei löst sich unter Gasentwicklung auf, gleichzeitig wird aber durch die letztere die Wandung des Sackes aufgebläht und kann nun leicht in situ gehärtet werden. So gelingt es leicht, seine einzelnen Divertikel zur Anschauung zu bringen. Gleich wie bei Siredon und den Anuren (C. HASSE l. c.) lagerte der Sack wohl auch bei Triton und Salamandra in larvaler Zeit subdural; beim erwachsenen Thier kann man dies nicht mehr erkennen, denn die äußere Wand des Sackes ist mit der Dura verbunden. Die innere Wand des Sackes sieht frei in den Subduralraum mit Ausnahme der Pars media (HASSE), welche mit dem vordersten Abschnitte der Plexusplatte des vierten Ventrikels verlöthet zu sein scheint (s. Fig. 7 S.e).

Zur Orientirung des Lesers möchte ich einige Punkte aus der ausgezeichneten Beschreibung des Saccus, welche C. HASSE gegeben hat, hervorheben. Der vordere Rand der Pars media rahmt den caudalen Abhang des Corpus opticum ein (s. Fig. 1 S.e); seine Partes laterales flankiren die Seitenfläche des Mittelhirns und lagern den Wurzeln und dem Ganglion des Trigeminus auf (s. Fig. 1, 2 S.e). Sodann erstreckt sich noch eine Fortsetzung der Pars lateralis zwischen Trigeminus und Gehirn ventromedialwärts herab; stets längs der Dura fortschreitend erreicht dieselbe den seitlichen Rand der Hypophysis (s. Fig. 2 S.e).

## 2) Die Hirnvenen.

Dieselben treten nach ihrer endgültigen Formirung in die Dura über. Hierdurch werden einzelne bestimmte



Duralvenen zum Range besonderer Bahnen erheben, stellen die erste Anlage von Sinus durae matris dar.

Den Sammelpunkt der Venen des Vorder- und Zwischenhirns stellt der Abkömmling der Zwischenhirndecke, der Nodus chorioideus, dar. Seine dorsale Fläche ist mit der Dura verbunden, sein ventraler, stark verjüngter Abschnitt ragt in den vorderen Abschnitt der Zwischenhirnhöhle hinein, ihm gegenüber liegen die Minima terminalis und die Commissur der Hemisphären (s. Fig. 4). Ein mit Nelkenöl behandeltes Injektionspräparat des Nodus chorioideus zeigt leicht dessen Aufbau aus einem dichten Venenplexus (BURCKHARDT's Pl. chor. sup.) erkennen. Getrennt werden die einzelnen Venen durch Fortsätze der epithelialen Zwischenhirndecke.

Der Nodus chorioideus steht mit folgenden Venen in Verbindung:

1) Mit den Plexus chorioidei der Hemisphären. Der Nodus chorioideus ist eine nähernd trapezförmige Platte jedes dieser Plexus schmiegt sich an die medialen Wand des Seitenventrikels an. Ihr freier Rand ist unregelmäßig gekerbt, namentlich ihr vorderer Abschnitt entsendet mehrere blattartige Fortsätze, welche spiralig gedrehte Venenschlingen bilden und halten. Unmittelbar nach dem Austritte aus dem Foramen cecum verschmelzen beide Plexusstiele zu einem platten Venenknoten, dessen ventralem Abschnitt ein kleiner, im Recessus praetentorialis stehender Plexus chorioideus durch einen dünnen Stiel in Verbindung steht (BURCKHARDT's Plexus chorioideus inferior (s. Fig. 5 und 6 Pl.ch.1 und Pl.ch.)). Aus dem hinteren Abschnitte dieses Venenknotens treten zwei bis drei Venen hervor, welche sich in der Peripherie des ventralen Endstückes des Nodus chorioideus vereinigen.

2) Mit dem Plexus chorioideus des Zwischenhirns (BURCKHARDT's Plexus medius). Derselbe ist länglich, etwas abgeplattet; sein Endstück ist verjüngt. Er lagert sich an den dorsalen Abschnitt der Zwischenhirnhöhle und ragt auch in die Mittelhirnhöhle hinein. Ich vermute, dass es sich um eine Venenplatte handelt, welche sich mit der mächtigen Entwicklung der Gefäße in dem ihr zugewiesenen engen Raume allmählich vergrößert. Die Verbindung dieses Plexus mit dem Nodus vermittelt ein Stiel (s. Fig. 5 und 6 Pl.ch.d.Z.).

3) Mit den dorsomedianen Vorderhirnvenen des Sinus sagittalis. Als dorsomediane Vorderhirnvenen

<sup>1</sup> R. BURCKHARDT, Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan der Fische und Ichthyophis. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LII. Heft 3.

ich zwei Venenstämmchen, welche aus der Mantelspalte dorsalwärts emportauchen. Beide wurzeln in der medialen und ventralen Wand der Hemisphären und der Riechlappen. Die vordere zeigt ein interessantes Verhalten. Sie tritt aus der Mantelspalte hervor, durchsetzt den Subduralraum und tritt in die Dura über, innerhalb welcher sie mit anderen Duralvenen in Verbindung steht und dem Nodus chorioideus zustrebt. Diesem duralen Abschnitte der vorderen dorsomedianen Vorderhirnvene ist gleich wie dem cerebralen die Wiederkehr derselben topischen Verhältnisse zu eigen und er wird hierdurch zum Range eines Sinus erhoben.

Derselbe sei Sinus sagittalis genannt. Ist er wohl ausgebildet, so nimmt er im Bereiche des vorderen Abschnittes des Duralsackes seinen Ursprung aus der Vereinigung kleinerer Duralvenen, um sodann in der Dura dorsomedian caudalwärts ziehend den Nodus chorioideus zu erreichen, mit dessen Venen er sich verbindet (s. Fig. 1, 2, 6 *S.s.*, *dm. V.v.*). Sein Kaliber ist äußerst schwankend und hängt von der Mächtigkeit der ihn aufsuchenden dorsomedianen Vorderhirnvene ab. Mangelt die vordere Vene, so findet sich statt des Sinus eine einfache zarte Duralvene vor.

Die hintere dorsomediane Vorderhirnvene zieht knapp vor der vorderen Wand des Ventriculus communis zum Nodus chorioideus empor (s. Fig. 6 *dm. V.v.*).

4) Mitunter auch mit dorsalen Vorderhirnvenen (s. Fig. 3 *d. V.V.*).

Der Blutreichthum des Nodus chorioideus wird zwei starken Duralvenen übermittelt, welche aus der hinteren Peripherie seines Dorsalabschnittes ihren Ursprung nehmen. Sie ziehen schräg nach außen und hinten, mit der Mediane den gleichen Winkel einschließend, erreichen den Saccus endolymphaticus und lösen sich in das dichte Venengeflecht seiner Wandung auf. Diese Auflösung erfolgt vornehmlich in der dorsalen und vorderen Wand des Sackes. Die beiden eben beschriebenen, stets wiederkehrenden Duralvenen seien als Sinus obliqui bezeichnet (s. Fig. 1, 7 *S.o.*).

In diesem Venengeflecht des Saccus endolymphaticus wurzelt der Sinus jugularis, ein starkes Gefäßrohr, welches nach kurzem Verlauf innerhalb der Dura das Foramen jugulare aufsucht, um mit dem Glossopharyngeus und Vagus die Schädelhöhle zu verlassen. Die Wurzeln dieses Sinus liegen vornehmlich in der ventralen Wand des Seitentheiles des Sackes. Präparirt man das Mittelstück des Sackes von der Plexusplatte des vierten Ventrikels ab, so übersieht man die

Hauptwurzeln des Sinus jugularis: sie stammen aus dem mächtigen dichten Venengeflecht der Plexusplatte (s. Fig. 1, 3 und 7 *S.j*).

Jene Venen des Vorder- und Zwischenhirns, welche nicht mit dem Nodus chorioidens in Verbindung stehen, treten vom Hirnrohre ab und suchen nach recht kurzem freien Verlauf innerhalb des Subduralraumes die Dura auf, um sich innerhalb derselben sofort mit einer Duralvene zu verbinden oder selbständig caudalwärts weiter zu ziehen, und schließlich gleichfalls in eine Duralvene einzumünden. In letzterem Falle wird also durch den Übertritt einer Hirnvene in die Dura förmlich eine neue Duralbahn geschaffen. Venen, welche diesen eigenthümlichen Verlauf zeigen, finden sich in größerer Menge vor. Sie stammen von der dorsalen Wand der Hemisphären, von den caudalen Abhängen derselben, ferner von der ventralen Wand des Zwischenhirns und der lateralen des Mittelhirns (s. Fig. 3 und 4 *d.V.V*, *V.Z*, *V.Z + M*). Die letztgenannten Bahnen biegen nach ihrem Austritt aus dem Gehirn spitzwinkelig um und erreichen sodann caudalwärts ziehend die Dura.

Nicht selten münden die Venen vom Vorderhirn auch in den Sinus obliquus ihrer Seite ein.

Andere Venen verbinden sich mit den Venengeflechten der Plexusplatte des vierten Ventrikels. Es sind folgende:

1) Basale Venen, eine vordere und eine hintere (s. Fig. 4 *Vb*). Sie wurzeln in der ventralen Wand des Mittel-, Hinter- und Nachhirns. Die vordere zieht zwischen den Trigeminiwurzeln und dem Hinterhirn, die hintere zwischen den Wurzeln des Glossopharyngeo vagus zum seitlichen Rande der Plexusplatte empor.

2) Venen vom Corpus opticum (s. Fig. 3). Eine derselben lagert dorsomedian, andere wurzeln in dem caudalen Abhang dieses Hirntheiles. Diese Venen senken sich in den vorderen Rand der Plexusplatte ein.

3) Die Randvene der Rautengrube (s. Fig. 3 *V.t*). Sie umsäumt den Rand des von der Plexusplatte nicht bedeckten caudalen Abschnittes der Rautengrube und mündet in die hintere basale Vene knapp vor deren Vereinigung mit den Venen der Plexusplatte ein.

Die Mächtigkeit der Venen der Hypophysis entspricht keineswegs dem Blutreichthume dieses Organs. Vom Seitenrande des drüsigen Abschnittes geht beiderseits eine Vene ab, welche quer lateralwärts ziehend in eine der benachbarten Venen des Geflechtes des Saccus endolymphaticus einmündet.

Schließlich sei darauf hingewiesen, dass auch längs des Opticus, Trochlearis und Trigeminus zarte Venenstämmchen die Schädelhöhle verlassen.

Bei *Salamandra maculata* finden sich fast die gleichen Verhältnisse der Hirnvenen wie bei Triton bis auf die Eigenthümlichkeit, dass fast das gesammte Hirnvenenblut mit dem Trigeminus aus der Schädelhöhle austritt und der Sinus jugularis ein schwaches Gefäß darstellt. Dem entsprechend ist auch die Anordnung des Venengeflechtes des Saccus endolymphaticus modificirt. Diese Eigenthümlichkeit findet sich bei Triton angedeutet; ich beschrieb oben Venen, welche längs des Trigeminus aus der Schädelhöhle austreten. Sonst weist *Salamandra* in manchen Beziehungen einfachere Verhältnisse der Hirnvenen auf als Triton; allein mit Rücksicht auf die mächtige Jugularbahn möchte ich das Verhalten der Hirnvenen von Triton als das primitivere auffassen, indem ich darin einen Anschluss an die Selachier erblicke.

## II. Anuren.

Ich untersuchte folgende Species:

<i>Rana temporaria</i> ,	<i>Bombinator igneus</i> ,
<i>Rana esculenta</i> ,	<i>Pelobates fuscus</i> ,
<i>Hyla arborea</i> ,	<i>Bufo vulgaris</i> .

Noch mehr als bei den Urodelen beeinflusst der Saccus endolymphaticus bei den Anuren vermöge seiner mächtigen Entwicklung die Beziehungen der Hirnvenen zur Dura. Der Saccus nimmt nicht nur große Abschnitte des cranialen Subduralraumes ein, er erstreckt sich auch, wie erst kürzlich Cogger<sup>1</sup> zeigte, in die Rückgratshöhle.

Bislang lagen über den cranialen Abschnitt des Saccus nur Hasse's<sup>2</sup> Angaben für *Rana* vor. Durch die Ausdehnung meiner Untersuchung auf eine größere Zahl von Anuren dürfte es mir gelungen sein, die Kenntnis der Morphologie des Saccus endolymphaticus der Anuren zu erweitern. Gerade *Rana* ist ein relativ ungünstiges Objekt, da bei diesem Anuren Reduktionserscheinungen des Sackes vorliegen.

Die Saccuswandung ist gleichwie bei den Urodelen reich vascularisirt und in ihr lagern starke Venen, welche dem Foramen Trigemi-

<sup>1</sup> l. c.

<sup>2</sup> l. c.

zustreben, um durch dasselbe die Schädelhöhle zu verlassen. Die Venen des Gehirns und Rückenmarkes durchsetzen den Subduralraum, und münden in diese Saccusvenen ein. Ähnliche Verhältnisse trafen wir in beschränktem Maße auch bei den Urodelen an. Die Decke des Zwischen- und meist auch des Nachhirns ist mit dem benachbarten Abschnitte der Innenfläche des Saccus verbunden und überliefert ihre Venen gleichfalls den Saccusvenen. Dem entsprechend entfällt völlig die Einrichtung von Sinus durae matris, wie wir solche bei den Urodelen als Sinus sagittalis und obliqui antrafen. Ich will zunächst die Meningen und den Saccus besprechen.

#### 1) Die Meningen und der Saccus endolymphaticus.

Die derbe Dura haftet den Schädelknochen recht fest an. Auch die Arachnoidea stellt eine stärkere Membran als jene der Urodelen dar. Gleichwie bei letzteren besteht ein Subduralraum, keineswegs jedoch ein Subarachnoidealraum. Pia und Arachnoidea sind wohl differenzirt und, wie es den Anschein hat, mit einander leicht bindegewebig verbunden.

Die Kalksäckchen des Saccus endolymphaticus liegen im Subduralraum, zwischen Dura und Arachnoidea (C. HASSE l. c.). Ihre Außenwand ist mit der Dura bald nur stellenweise verlöthet und die Säckchen lassen sich von letzterer leicht abheben, oder diese Verbindung ist eine umfangreichere, nur einzelne Abschnitte sind leicht abhebbar. Die Innenwand des Sackes sieht frei in den Subduralraum.

Der Stammtheil jeder Saccushälfte nimmt einen verschieden großen Abschnitt der Regio petrooccipitalis des Subduralraumes ein. Er entsendet dorsalwärts längs der Innenfläche der Dura des Schädeldaches einen schrägen Fortsatz, welcher die Medianlinie an jener Stelle erreicht, an welcher der Nodus chorioideus dorsalwärts emportritt; daselbst verschmelzen beide schrägen Fortsätze mit einander und entsenden einen dorso-medianen Fortsatz nach vorn. Letzterer geht in ein mächtiges Lager von Kalksäckchen über, welches den vordersten Abschnitt des Subduralraumes ausfüllt.

An der Vereinigungsstelle beider schrägen Fortsätze in der Medianlinie findet die oben erwähnte Verbindung der Dorsalfläche des Nodus chorioideus mit der Innenfläche des aus dieser Vereinigung entstandenen Mittelstückes statt.

Ein anderer dorsaler Fortsatz des Stammtheiles des Saccus verbindet sich längs des vorderen Randes der Plexusplatte der Tela chorioidea posterior mit seinem Genossen der Gegenseite (C. HASSE l. c.).

Der Stammtheil entsendet überdies ventrale Fortsätze zur Hypophysis (C. HASSE) und zum Foramen opticum herab, welche sich gleichfalls mit jenen der Gegenseite verbinden.

Meine folgende Darstellung über den spinalen Abschnitt des Saccus endolymphaticus und seiner Venen stimmen mit jener COGGI's (l. c.) bis auf seine Angaben über die Beziehungen der Kalksäckchen zur Dura völlig überein. Auf den letzten Punkt komme ich später zu sprechen.

Jeder Stammtheil entsendet einen starken platten spinalen Fortsatz, welcher dorsalwärts von der Plexusplatte des vierten Ventrikels spinalwärts zieht und meist mit den benachbarten Abschnitten dieser Platte verwächst. Durch die Vereinigung beider spinalen Fortsätze entsteht der spinale Abschnitt des Saccus, welcher frei in den seitlichen und dorsalen Abschnitten des spinalen Subduralraumes liegt.

Die im Vorstehenden geschilderte Ausbreitung fand ich bei Bufo und Pelobates; bei Hyla ist bereits eine Reduktion der einzelnen Fortsätze des Stammtheiles eingetreten. In erhöhtem Maße gilt dies von Rana, indem bei diesem Anuren nurmehr die Fortsätze zur Hypophysis und der spinale Saccusabschnitt gut entwickelt sind. Die spinalen Fortsätze sind bei Bufo mit der Plexusplatte nicht verbunden, bei Hyla nur leicht verlöthet; bei den übrigen Anuren sind sie mit den benachbarten Abschnitten der Platte innig verbunden.

Unter den zahlreichen Venen der Saccuswandung übernimmt meist ein Stamm die Führerrolle und sammelt auf seinem Wege zum Foramen Trigemini sämtliche übrigen Saccusvenen. So findet sich bei Rana eine starke median gelagerte Vene des Spinaltheiles des Saccus, welche sich im Bereiche des caudalen Randes der Plexusplatte in zwei gleich starke Äste theilt; jeder derselben verläuft zunächst in der Wand des spinalen Fortsatzes, sodann in der Außenwand des Stammtheiles des Saccus seiner Seite in dorsalwärts konvexem Bogen und sucht schließlich das Foramen Trigemini auf (s. die Fig. 1 in COGGI's Abhandlung). Sowohl der Stamm als seine beiden Äste sammeln sämtliche Saccusvenen.

Bei Bufo und Pelobates überwiegen die Venen des cranialen Abschnittes des Saccus jene des spinalen an Mächtigkeit. Bufo zeigt

statt der einfachen medianen Vene des Spinaltheiles ein Venengeflecht mit langgezogenen Maschen (COGGI l. c.).

Abgesehen davon, dass die Mächtigkeit der einzelnen Fortsätze des Saccus endolymphaticus bei einzelnen Anuren, z. B. bei Pelobates großen Schwankungen ausgesetzt erscheint, findet sich nicht selten die Erscheinung der völligen Obsolescenz einzelner Saccusabschnitte. Ich fand bei Rana statt des schrägen und des dorsomedianen Fortsatzes des Stammtheiles Venenstämmchen, welche der Dura eng angeschmiegt dieselben topischen Beziehungen aufweisen, wie die genannten Fortsätze. Anfänglich hielt ich diese Venen für Sinus durae matris, als ich aber fand, dass ein leichter Zug mit der Pincette dieselben von der Dura abhob, musste ich einer anderen Auffassung Platz geben. Es dürfte sich um Venen handeln, welche obsolescirten Saccusabschnitten angehören.

Ferner fand ich bei Rana recht häufig den Spinalabschnitt des Saccus leer, vollständig des Otolithenbreies ermangelnd vor. Der zarte dünne, nur an seinem Gefäßreichthum und der typischen medianen Vene erkennliche Spinaltheil ließ sich leicht mit der Pincette fassen und verschieben.

Es sei nunmehr noch der Übereinstimmung der Topik des schrägen und des dorsomedianen Fortsatzes des Stammtheiles des Saccus mit jener des Sinus obliquus und sagittalis der Urodelen gedacht. Man darf vielleicht annehmen, dass sich die genannten dorsalen Fortsätze im Laufe der Entwicklung zwischen den Nodus und der Dura eingeschaltet haben, und jene Bahnen, welche mit dem Nodus in Verbindung stehen und bei den Urodelen der Dura angehören, an sich gerissen haben. Durch die Aufnahme dieser Venen in ihre Wandung konnten sich in Folge günstigerer Cirkulationsverhältnisse gerade jene Abschnitte des Saccus, welche sich entlang der erwähnten Venen ausbreiteten, gut entwickeln, während andere obsolescirten. So lässt sich vielleicht die Übereinstimmung der Topik bestimmter Saccusabschnitte der Anuren mit Duralbahnen der Urodelen erklären.

## 2) Die Hirnvenen.

Die hervorstechendste Eigenthümlichkeit derselben bildet der Mangel aller Plexus chorioidei, welche wir bei den Urodelen mit dem Nodus chorioideus in Verbindung sahen.



Wie bereits erwähnt münden sämtliche Hirnvenen nach ihrem Austritt aus dem Gehirn in benachbarte Saccusvenen ein.

Es kehren immer dieselben Hirnvenen wieder; nur die Verbindung des Venengeflechtes der Plexusplatte des vierten Ventrikels mit den benachbarten Saccusvenen ist bei den einzelnen Anuren etwas verschieden.

Im Allgemeinen finden wir mit unwesentlichen Modifikationen, welche eine Vergrößerung des Wurzelgebietes betreffen, die Hirnvenen der Urodelen bei den Anuren wieder. Nur die dorsomedianen Vorderhirnvenen sind zu bedeutungslosen Stämmchen umgewandelt, indem ihr Gebiet einer bei allen Anuren typisch wiederkehrenden Vene anheimgefallen ist. Letztere möchte ich die laterale Vorderhirnvene nennen. Dieses stattliche Gefäß verläuft auf der Außenfläche der Hemisphären, und wurzelt im Riechlappen, der Hemisphäre und wohl auch mitunter in der Zwischenhirnhälfte ihrer Seite. Am caudalen Ende der Hemisphäre tritt sie von dieser ab, um quer lateralwärts ziehend in eine Vene des Stammtheiles des Saccus einzumünden.

Die Venen der Plexusplatte stehen bei den Raniden und bei Hyla mit den beiden Ästen der medianen Vene des Spinaltheiles des Saccus in Verbindung. Bei Bufo treten diese Verbindungen in den Hintergrund, gegenüber Venenstämmchen, welche aus den seitlichen Ecken der Plexusplatte austreten und in Venen des Stammtheiles des Saccus einmünden. Die Plexusplatte scheint sich längs dieser Venenstämmchen eine Strecke weit fortzusetzen.

#### Anhang. Bombinator igneus.

Da ich bei diesem Anuren niemals Kalksäckchen im Subduralraum vorfand, hielt ich die starken, scheinbar in der Dura gelagerten Venenstämmchen für Sinus der Dura. Als ich gleichwie bei Rana diese Venen von der Dura leicht abheben konnte, untersuchte ich mein restliches Material frisch und fand zu meiner Überraschung, dass diese mächtigen, scheinbar der Dura angehörigen Gefäße in einer äußerst zarten, dünnen, zwischen Dura und Arachnoidea liegenden Membran eingeschlossen sind, welche auch mit dem vorderen Rande der Plexusplatte in Verbindung stehen. Ich halte diese Membran für den obsolescirten Rest des cranialen Abschnittes des Saccus endolymphaticus.

Die in dieser Membrana sacci lagernden Venen zeigen fast das gleiche Verhalten, wie die dorsalen Fortsätze des cranialen Abschnittes des Saccus der übrigen Anuren. Als weitere Ausbildung einer bei einigen Anuren hier und da vorkommenden Vene tritt bei der Unke eine starke Vene auf, welche aus der Mitte des vorderen Randes der Plexusplatte heraustretend in der Membrana sacci nach vorn zieht, um in die Mitte der hinteren Wand der mächtigen transversalen Vene, welche die Venen beider schrägen Saccusfortsätze darstellt, einzumünden. Ihr gegenüber mündet die dorsomedian gelagerte Vene, welche den Venen des gleichnamigen Saccusabschnittes entspricht, in die transversale Vene ein.

### **B. Vergleich der Hirnvenen der Amphibien mit jenen der Selachier.**

Durch die starke Entwicklung der Plexus chorioidei und vornehmlich durch das Auftreten von Sinus durae matris weisen die Urodelen eine ungleich höhere Entwicklungsstufe der Hirnvenen auf, als die Anuren. Bei diesen finden wir keine weitere Fortentwicklung dieser Verhältnisse, sondern es treten im Gegentheile Rückbildungserscheinungen (Mangel der Plexus chorioidei des Vorder- und Zwischenhirns), sowie sekundäre Verhältnisse, welche sich in der ganzen Vertebratenreihe nicht wiederfinden, auf. Ich meine die so ungemein starke Entwicklung des Saccus endolymphaticus und den in Folge dessen eingetretenen völligen Mangel von sinusartigen Einrichtungen.

Es können wohl nur die Urodelen zu dem beabsichtigten Vergleich herbeigezogen werden. Unter den Selachiern weisen, wie meine Untersuchungen ergaben<sup>1</sup>, die Squaliden die weit fortgeschrittenste Entwicklung der Hirnvenen auf. Zwischen Squaliden und Urodelen existiren, wie sofort gezeigt werden soll, in der uns interessirenden Frage manche wichtige Anknüpfungspunkte.

Bei Urodelen und Squaliden weisen die Venengeflechte der Zwischenhirndecke eine weitgehende Differenzirung auf, und zwar in Form der vielfach gestalteten Plexus chorioidei. Die Homologie der Plexus chorioidei des Vorderhirns der Squaliden mit jenen der Urodelen darf man wohl als sicher annehmen. Künftigen ontogenetischen Untersuchungen muss es dagegen vorbehalten bleiben, für

<sup>1</sup> l. c.

den unpaaren Plexus chorioideus des Zwischenhirns der Urodelen das Homologon bei den Squaliden zu finden. (Vielleicht das Velum?) Den Nodus chorioideus möchte ich mit dem vorderen Abschnitt der Tela chorioidea anterior als homolog erachten.

Sämtliche Venengeflechte, welche bei den Squaliden mit der Tela chorioidea anterior in Zusammenhang stehen, vereinigen sich zur Bildung der paarigen V. chorioidea. Nachdem diese aus der Tela herausgetreten ist, empfängt sie Zuflüsse in Gestalt von Venen, welche vom Vorderhirn und dem Riechlappen stammen. Unter den ersteren fällt die dorsomediane Vorderhirnvene auf, welche in der Ventralfläche des Vorderhirns ihre ersten Wurzeln sammelt. Durch die Aufnahme dieser Venen gestaltet sich jede V. chorioidea zur V. cerebri anterior.

Das Venengeflecht des Nodus chorioideus der Urodelen steht mit seinen sämtlichen Abkömmlingen, den verschiedenen Plexus chorioidei in inniger Verbindung. Aus dem Nodus, dem Homologon der Tela chorioidea anterior der Squaliden, tauchen zwei Venen empor, welche den Blutaustausch sämtlicher genannter Geflechte besorgen. Sie dürfen wohl sicher als Homologa der beiden Venae chorioideae der Selachier aufgefasst werden; gleich diesen empfangen sie Wurzeln vom Vorderhirn und dem Riechlappen ihrer Seite, und stellen also nach Aufnahme dieser Venen Homologa der V. cerebri anteriores der Squaliden dar.

Die Venae cerebri anteriores der Squaliden finden wir also bei den Urodelen als Sinus obliqui wieder; bei der innigen Verbindung des Nodus chorioideus mit der Dura wurde auch den beiden Venae cerebri anteriores der Urodelen eine intradurale Lagerstätte angewiesen und sie treten uns als Sinus obliqui entgegen.

Durch die stättliche Entwicklung der beiden Hemisphären erfuhr auch die dorsomediane Vorderhirnvene der Urodelen, das Homologon der gleichnamigen Vene der Squaliden, eine Vergrößerung ihres Wurzelgebietes; hiermit erscheint auch zumeist eine Verdoppelung des Stämmchens verknüpft, indem eine größere Seitenwurzel, die vordere dorsomediane Vene, eine bedeutendere Entwicklung nahm und durch den Übertritt in die Dura als Sinus sagittalis Selbständigkeit gewann. Beide Venen streben ihrem Einmündungsort in sagittaler Richtung caudalwärts ziehend zu; sie stehen mit den Sinus obliqui, den V. cer. anteriores der Squaliden, nicht in direkter Verbindung; diese vermittelt das Venengeflecht des Nodus, in welchem sie sich auflösen.

Mit der Auflösung der Sinus obliqui ins Geflecht der Saccuswandung finden wir neue Verhältnisse geschaffen; nur in dem Auftreten der Plexusplatte des vierten Ventrikels, sowie der basalen Venen und in dem Abfluss des gesamten Hirnvenenblutes durch das Foramen jugulare zeigt sich wieder ein recht enger Anschluss an die gleichen Verhältnisse der Selachier, in letzterer Beziehung an die Torpediniden.

Alle Abschnitte der Hirnvenen der Squaliden, welche sich bei den Urodelen wiederfinden, haben eine weit gediehene Fortentwicklung erfahren.

Welche Modifikationen diese Abschnitte bei den Anuren zeigen, habe ich bereits mehrfach erörtert.

### C. Zur Stammesgeschichte der Sinus durae matris.

Der Sinus sagittalis und obliquus der Urodelen zeigen eine verschiedene Art ihrer Entstehung.

Wie viele andere Hirnvenen tritt die vordere dorsomediane Vorderhirnvene aus dem Gehirn hervor und tritt in die Dura über. Die Konstanz der Örtlichkeit, an welcher dieser Übertritt erfolgt, erhebt den duralen Abschnitt dieser Vene zum Range eines Sinus. Dieser Übertritt einer Hirnvene ins Bereich der Dura sowie auch die Einmündung einer Hirnvene in eine Duralvene erscheint durch die relativ genaue Anpassung des Gehirns an die Schädelhöhle vermittelt und ist wohl als Persistenz der larvalen Beziehungen zwischen Dural- und Hirnvenen zu deuten. In gewissen larvalen Perioden lagen sämtliche Venen, Hirn- und Duralvenen, in einer gemeinsamen Hülle und standen mit einander in reger Anastomose. Durch das Auftreten des subduralen Spaltraumes kam es zur Scheidung zweier Gefäßbezirke, des cerebralen und duralen; hierdurch wurde bestimmten Abschnitten einzelner Hirnvenen die Dura als Lagerstätte zugewiesen. Da das Wachsthum des Hirnrohres mit jenem der Schädelhöhle stets den gleichen Gang einhielt und der Subduralraum beim erwachsenen Thiere nur einen spaltförmigen Raum darstellt, blieben bei demselben diese larvalen Beziehungen der cerebralen Venen zur Dura und deren Venen erhalten; zahlreiche Venen treten aus dem Gehirn in die Dura über und stehen mit duralen Venen in Verbindung.

Die Entstehung der Sinus obliqui scheint mir durch die Verbindung des Nodus chorioideus mit der Dura bedingt. In dem

reichen Venengeflechte desselben wurzeln zwei starke Venen, welche aus seiner Dorsalfläche emportauchen. Letztere ist mit der Dura innig verbunden, und so werden auch diese beiden Venen sofort nach ihrem Austritte der Dura übermittelt, um in derselben als Sinus durae matris zu verlaufen.

Bei den Urodelen dürften also die beiden Faktoren der genauen Anpassung des Gehirns an die Schädelhöhle und der Verwachsung eines bestimmten Hirnabschnittes mit der Dura die Entstehung von Sinus durae matris vermitteln. Von den Amphibien an begegnen wir also bereits Sinus der harten Hirnhaut. Meine weitere Aufgabe wird es nun sein, durch das Studium der Hirnvenen der Reptilien wieder einen Schritt den so hochorganisirten Formen der Sinus der Säugethiere näher zu treten.

In der mir zur Verfügung stehenden Litteratur fand ich keine Angaben über die Leptomeningen der Amphibien.

Über den Saccus endolymphaticus der Amphibien liegen die schönen Befunde von C. HASSE<sup>1</sup> vor, welche ich bereits in Besprechung gezogen habe. Auch auf COGGI's<sup>2</sup> wichtigen Befund der Ausbreitung des Saccus bis in die Rückgratshöhle habe ich bereits hingewiesen. Ich konnte mit Ausnahme eines Punktes seine Angaben vollkommen bestätigen. Dieser Punkt betrifft seine Annahme der intraduralen Lage des Spinaltheiles des Saccus. Die die Kalksäckchen der Foramina intervertebralia darstellenden Fortsätze des Saccus sind vielleicht mit der Dura in Verbindung, der spinale Abschnitt liegt frei zwischen Dura und Arachnoidea. Man vermag sich davon am frischen Präparate leicht zu überzeugen.

Über die Hirnvenen der Amphibien liegen folgende Angaben vor.

RATHKE<sup>3</sup> hat die Plexus chorioidei von *Coecilia annulata* in sehr klarer Form beschrieben und offenbar auch beide Sinus obliquus gesehen.

SCHÖBL's<sup>4</sup> Beschreibung der Hirnvenen der Urodelen ist ungenau und beschränkt sich auf die Duralbahnen und oberflächlichen Hirn-

<sup>1</sup> l. c.

<sup>2</sup> l. c.

<sup>3</sup> H. RATHKE, Bemerkungen über mehrere Körpertheile von *Coecilia annulata*. J. MÜLLER's Archiv für Anatomie, Physiologie und wiss. Medicin. 1852. pag. 334.

<sup>4</sup> J. SCHÖBL, Über die Blutgefäße des cerebrospinalen Nervensystems der Urodelen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XX. 1882. pag. 87.

venen. Auf die Abkömmlinge des Zwischenhirndaches — des Nodus geschieht keine Erwähnung — geht SCHÖBL im Texte gar nicht ein. Den Kalkgürtel des Saccus scheint er völlig übersehen zu haben. Seine Abbildungen sind schematisch. Von Bedeutung erscheint mir der Umstand, dass SCHÖBL das für *Salamandra maculata* beschriebene Verhalten der Duralvenen, namentlich des Sinus obliquus (von ihm nicht als Sinus gedeutet) und des Geflechtes der Saccuswandung (SCHÖBL's Plexus lateralis), auch bei *Proteus*, *Amblystoma* und *Monobranchnus* auffand.

BURCKHARDT<sup>1</sup> verdanken wir eine sorgfältige Arbeit, welche eine genaue Schilderung der Entwicklung der Zwischenhirndecke enthält. Nach seiner Darstellung besitzt *Ichthyophis* und *Triton alpestris* dieselbe Organisation der Plexus chorioidei wie die von mir untersuchten Urodelen.

GRUBY's<sup>2</sup> Darstellung der Hirnvenen von *Rana* enthält manche richtige Beobachtung; das Verhältnis der Hirnvenen zum Saccus scheint ihm völlig entgangen zu sein.

Auf SAGEMEHL's<sup>3</sup> Theorie der Sinus durae matris möchte ich erst nach Beendigung meiner Untersuchungen eingehen.

Prag, am 15. Juli 1892.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XI.

#### Allgemein gültige Bezeichnungen.

<i>Com</i> platter Gefäßknäuel, durch die Verschmelzung der Stiele beider Pl. chor. laterales entstanden,	<i>Pl.ch.l</i> Plexus chorioideus der Hemisphäre,
<i>D.m</i> Dura mater,	<i>Pl.ch</i> Plexus chorioideus im Rec. praeropticus,
<i>F</i> Frontale,	<i>Pl.ch.d.Z</i> Plexus chorioideus des Zwischenhirnes,
<i>H</i> Hypophysis,	<i>Po</i> Petroso-occipitale,
<i>N</i> Nodus chorioideus,	<i>Pl</i> Plexusplatte der Nachhirndecke,
<i>P</i> Parietale,	<i>S.e</i> Saccus endolymphaticus,
<i>Pas</i> Parasphenoid,	

<sup>1</sup> l. c.

<sup>2</sup> GRUBY, Recherches anatomiques sur le système veineux de la Grenouille. Annales des Sciences naturelles. Sec. Serie. Tome XVII. Zoologie. 1842.

<sup>3</sup> M. SAGEMEHL, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. II. Einige Bemerkungen über die Hirnhäute der Knochenfische. Morph. Jahrbuch. Bd. IX. 1884.

<i>S.s</i> Sinus sagittalis,	<i>V.Z+M</i> ventrale Venen vom Mittel- und Zwischenhirn,
<i>S.o</i> Sinus obliquus,	<i>II</i> N. opticus,
<i>S.j</i> Sinus jugularis,	<i>V</i> N. trigeminus,
<i>Spe</i> Sphenethmoidale.	<i>V.g</i> Ganglion Gasseri,
<i>V.F.dm</i> dorsomediane Vorderhirnvene,	<i>IX</i> N. glossopharyngeus,
<i>V.V.d</i> dorsale Vorderhirnvene,	<i>X</i> N. vagus,
<i>V.t</i> Vena terminalis,	<i>C</i> Carotis cerebialis.
<i>V.b</i> basale Venen,	
<i>V.Z</i> Vene vom Zwischenhirn,	

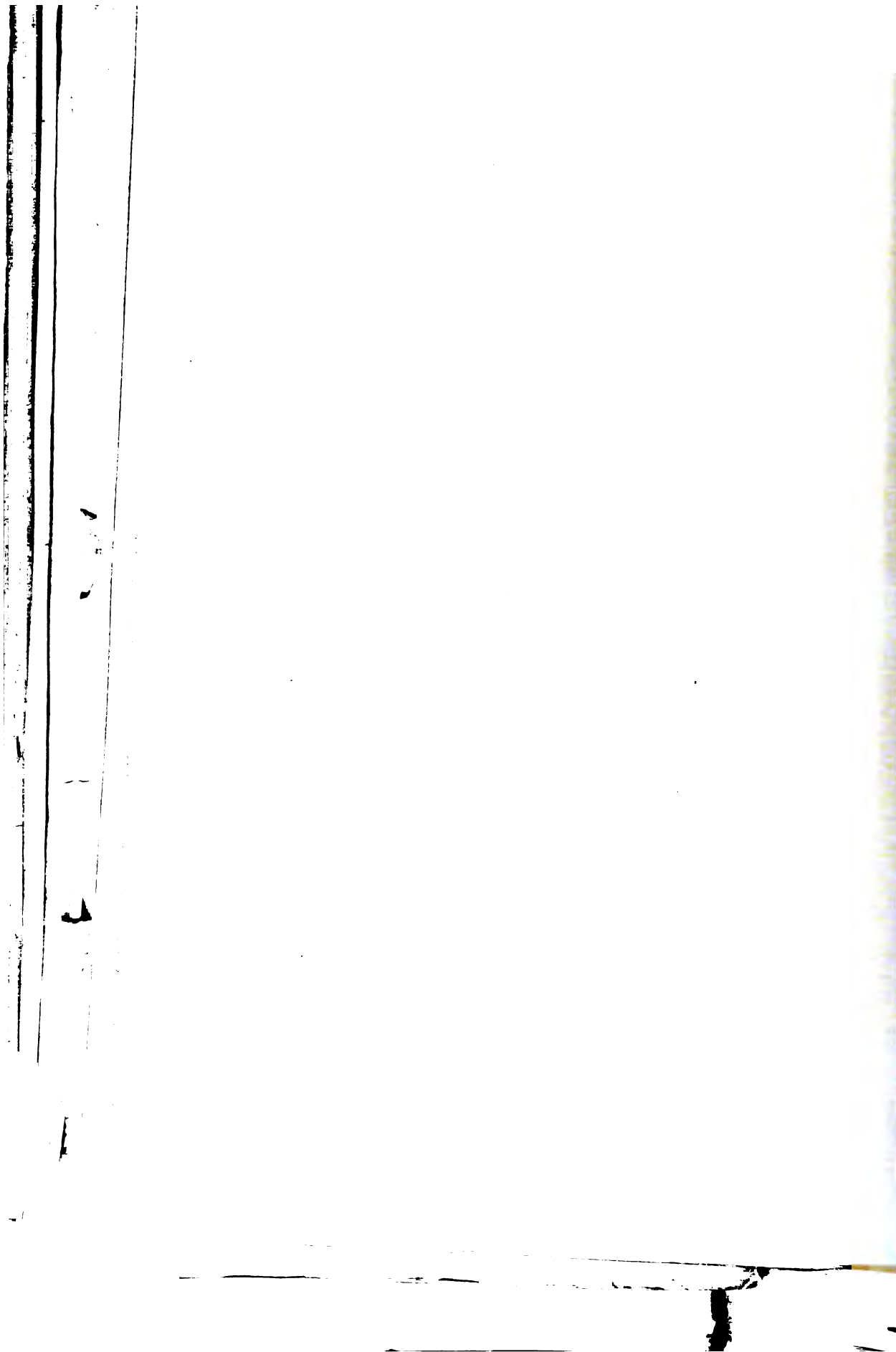
Sämmtliche Abbildungen beziehen sich auf *Triton cristatus*.

- Fig. 1. Dorsalansicht des Hirns und seiner Duralhülle (mit 5%iger Salpetersäurelösung behandeltes Präparat).  $5\frac{1}{2}$ mal vergr.
- Fig. 2. Ventralansicht des Hirns und seiner Duralhülle (mit 5%iger Salpetersäurelösung behandeltes Präparat). 6 mal vergr.
- Fig. 3. Dorsalansicht des Hirns; die Dura und Arachnoidea sind abpräparirt; die ventrale Wand des Saccus endolymphaticus ist erhalten, die Dorsalfäche der Plexusplatte ist freigelegt (mit 5%iger Salpetersäurelösung behandeltes Präparat). 6 mal vergr.
- Fig. 4. Ventralansicht des Hirns; die Dura, Arachnoidea und der Saccus endolymphaticus abpräparirt. 6 mal vergr.
- Fig. 5. Ventralansicht der Abkömmlinge der Zwischenhirndecke. Der rechte Plexus chorioideus lateralis ist ausgebreitet; der linke annähernd in situ laterali. Ferner ist sichtbar: der Plexus chorioideus des Zwischenhirns und die hintere dorsomediane Vorderhirnvene. 8 mal vergr.
- Fig. 6. Medianschnitt durchs Hirn. Die Dura, im Bereiche der Hemisphäre erhalten, ist dorsalwärts zurückgeschlagen. Man übersieht die Einmündung der vorderen dorsomedianen Vorderhirnvene in den Sinus sagittalis, jene der hinteren in den Nodus chorioideus; ferner den Zusammenhang sämmtlicher Abkömmlinge der Zwischenhirndecke unter einander. Der linke Plexus chorioideus lateralis ist theilweise abgetragen, um die Wurzeln der hinteren dorsomedianen Vorderhirnvene, welche in der ventralwärts herabgeschlagenen Pia der linken Hemisphäre liegen, sichtbar zu machen. 8 mal vergr.
- Fig. 7. Medianschnitt durch den Schädel zur Orientirung über die Lagebeziehungen des Saccus endolymphaticus, des Nodus und der Plexusplatte. Die Grenzen der einzelnen Knochen sind in rothen Linien angegeben, die Leptomeningen sind entfernt, man übersieht die Binnenfläche der Dura.  $5\frac{1}{2}$ mal vergr.



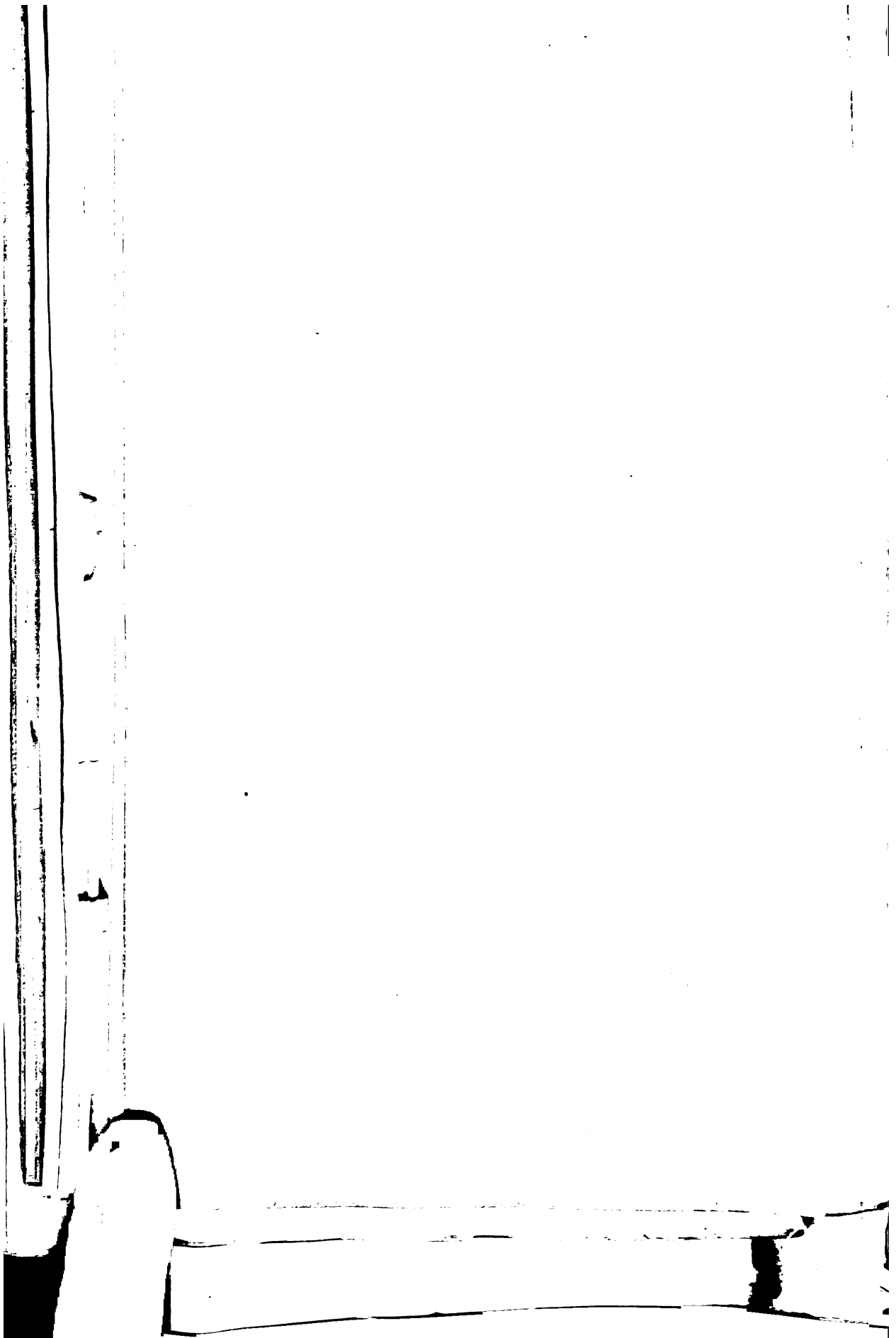
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.





12

te



with regards of the author

Edw. H. Hargrett

H. C. Carr

200. 1914

10  
The Heart of Some Lungless  
Salamanders.

G. S. HOPKINS, D.Sc.

CORNELL UNIVERSITY, ITHACA, N. Y.

*Reprinted from the American Naturalist, October 1, 1896*

12  
te

functionless rudiments of them, have been reported. In his last paper, in which are enumerated 15 of the 17 lungless species, Wilder says that "in the Salamandridæ lungless species are as numerous as those possessing lungs, and that in consequence of this, the definition of the group must be modified." It seems, however, that even with his proposed additions, the definition is still not sufficiently comprehensive, for the peculiarities in the structure of the heart certainly have almost as profound a significance as the absence of the lungs themselves, and should be incorporated in any definition that may be given. In addition to the 17 lungless species already mentioned, the writer has found an additional one, *Spelerpes gluttolineatus*.

In order that one may see at a glance in which families and genera lungless individuals are found, the following table, taken from Prof. Cope's Batrachia of North America, is appended. [The last column is taken from the papers of Wilder and others].

Families.	Genera.	No. of species.	No. species without lungs or with only rudiments of them.
Cryptobranchiidae	{ Cryptobranchus Megalobatrachus	{ 2 1	
Amblystomidae	{ Amblystoma Chondrotus Linguaelapsus Dicamptodon	{ { 12 [N. A.] 1 [Siam] 7 2 1	1 <i>A. opacum</i>
Hynobiidae [all Asiatic]	{ Hynobius Salamandrella Onychodactylus Ranidens Batrachyperus	{ 5 2 1 3 1	
			{ <i>P. cinereus</i> <i>P. erythronotus</i> <i>P. glutinosus</i>
	{ Plethodon Hemidactylum	{ 8 1	2
Plethodontidae	{ Batrachoseps Stereochilus Autodax Geotriton Gyrinophilus Manculus	{ 4 1 3 ? [European] 1 2	1 <i>B. attenuatus</i> 1 <i>A. lugubris</i> 1 <i>G. fuscus</i> 1 <i>G. porphyriticus</i> 1 <i>M. quadridigitatus</i>
	{ Spelerpes Oedipina	{ 9 3	{ <i>S. bilineatus</i> <i>S. ruber</i> <i>S. gluttolineatus</i>
Thoriidae	{ Oedipus Thorius	{ 9 1	1 <i>O. variegatus</i>
Desmognathidae	{ Desmognathus	{ 3	1 { <i>D. fusca</i> <i>D. f. brimleyorum</i> <i>D. f. auriculatus</i>



PLATE XVI.

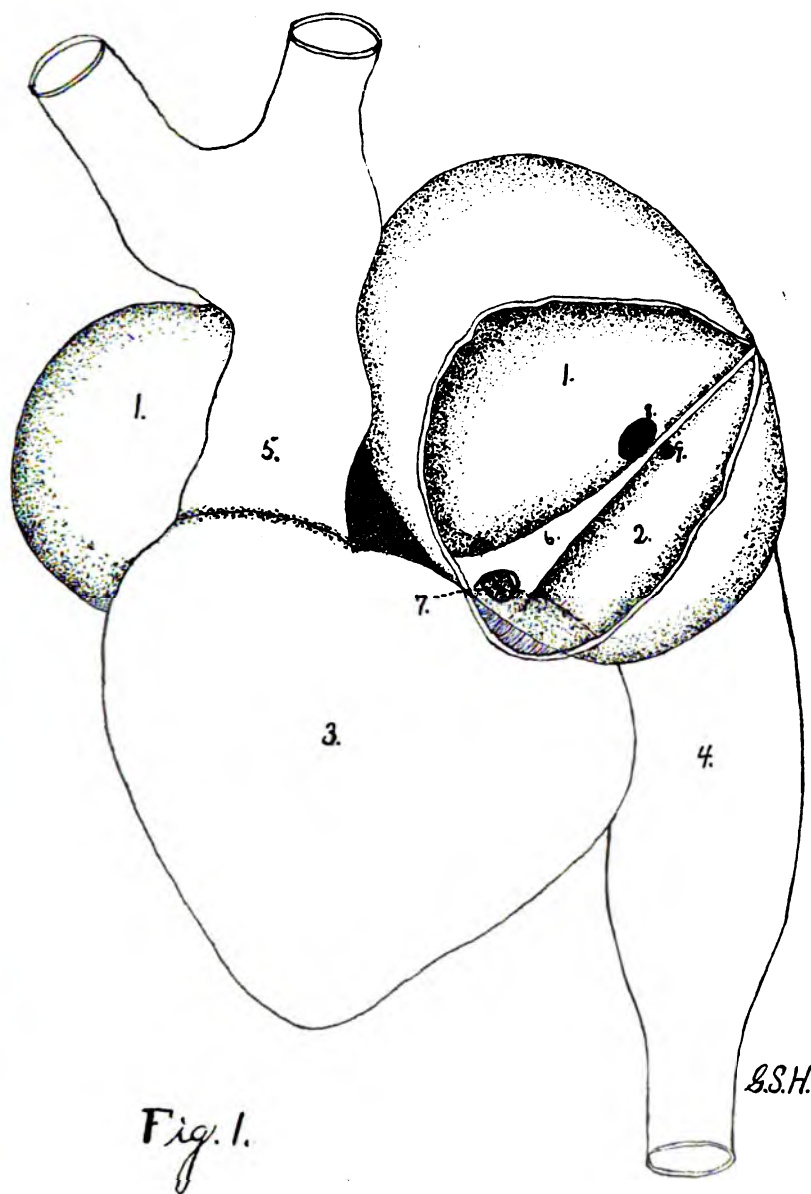


Fig. 1.

Hopkins on *Diemyctylus*.

F. Comp.  
Dec. 1914

12

te

1

PLATE XVII.

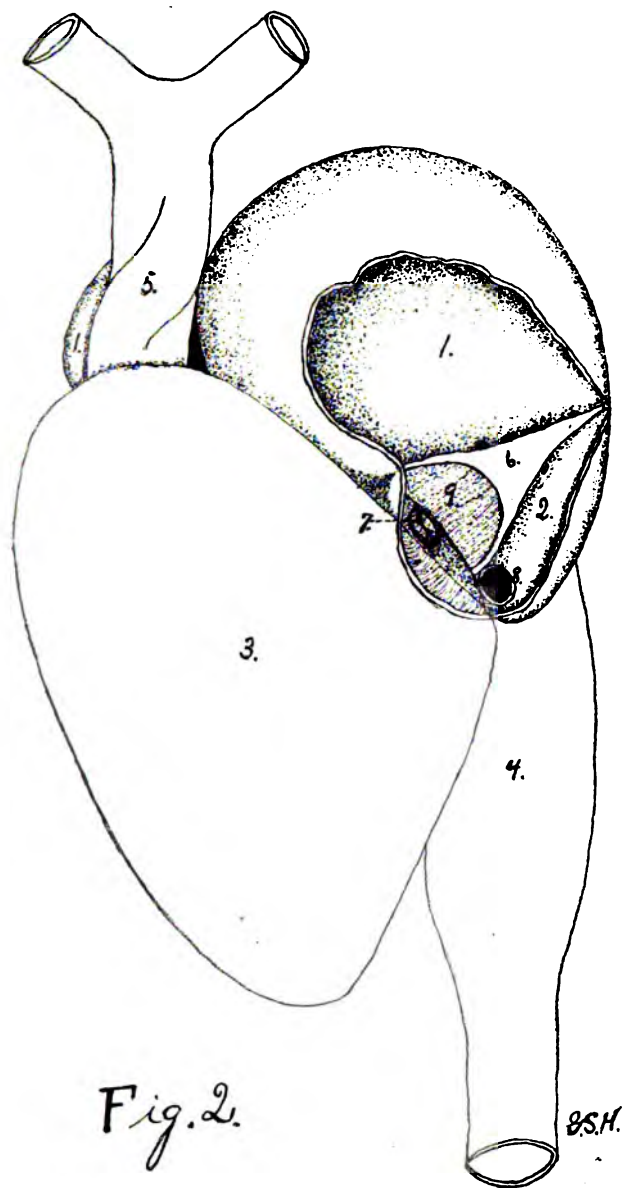


Fig. 2.

*Hopkins on Desmognathus.*

1

2

3

4

5

6

7

8

9

Families.	Genera.	No. of species.	No. species without lungs or with only rudiments of them.
Salamandridae [Old World]	<i>Chioglossa</i>	1	
	<i>Salamandra</i>	3	
	<i>Hemisalamandra</i>	1	
	<i>Triturus</i>	6	
	<i>Pachytriton</i>	1	
Pleurodelidae [All found in Old World; three species in N. A.]	<i>Salamandrina</i>	1	1 <i>S. perspicillata</i>
	<i>Diemyctylus</i>	10 [2 N. A. species]	
	<i>Pleurodeles</i>	1	
	<i>Glossolega</i>	3	
Amphiumidae	{ <i>Amphiuma</i>	1	
Coecciliidae	{ (numerous)	(numerous)	

In the last column of the above table, the figures indicate the number of species in which lungless individuals have been found. Where there is a discrepancy in the numerals and the number of species following them, it indicates either sub-species or species not mentioned in Cope's *Batrachia* of North America.

#### DESCRIPTION OF FIGURES.

FIG. 1. Heart of *Diemyctylus viridescens* (semi-diagrammatic) to show the general relations of the heart of a salamander with lungs. The ventral wall of the heart has been removed in order to show the auricular septum, the openings of the sinus venosus and the pulmonary vein, and also the relation of the auriculo-ventricular aperture to the right and left auricle.

1. Right auricle; 2. Left auricle; 3. Ventricle; 4. Sinus venosus; 5. Bulbus arteriosus; 6. Auricular septum; 7. Auriculo-ventricular aperture; 8. Aperture of sinus venosus; 9. Pulmonary vein.

FIG. 2. Heart of *Desmognathus fusca* (semi-diagrammatic) to show relations of the heart in a lungless salamander. The ventral wall of the heart has been removed.

1. Right auricle; 2. Left auricle; 3. Ventricle; 4. Sinus venosus; 5. Bulbus arteriosus; 6. Auricular septum; 7. Auriculo-ventricular aperture; 8. Aperture of sinus venosus; 9. Opening through auricular septum.

G. S. HOPKINS, D. Sc., Cornell Univ.

Reprinted from *The American Naturalist*, October 1st, 1896.



- R. Camp

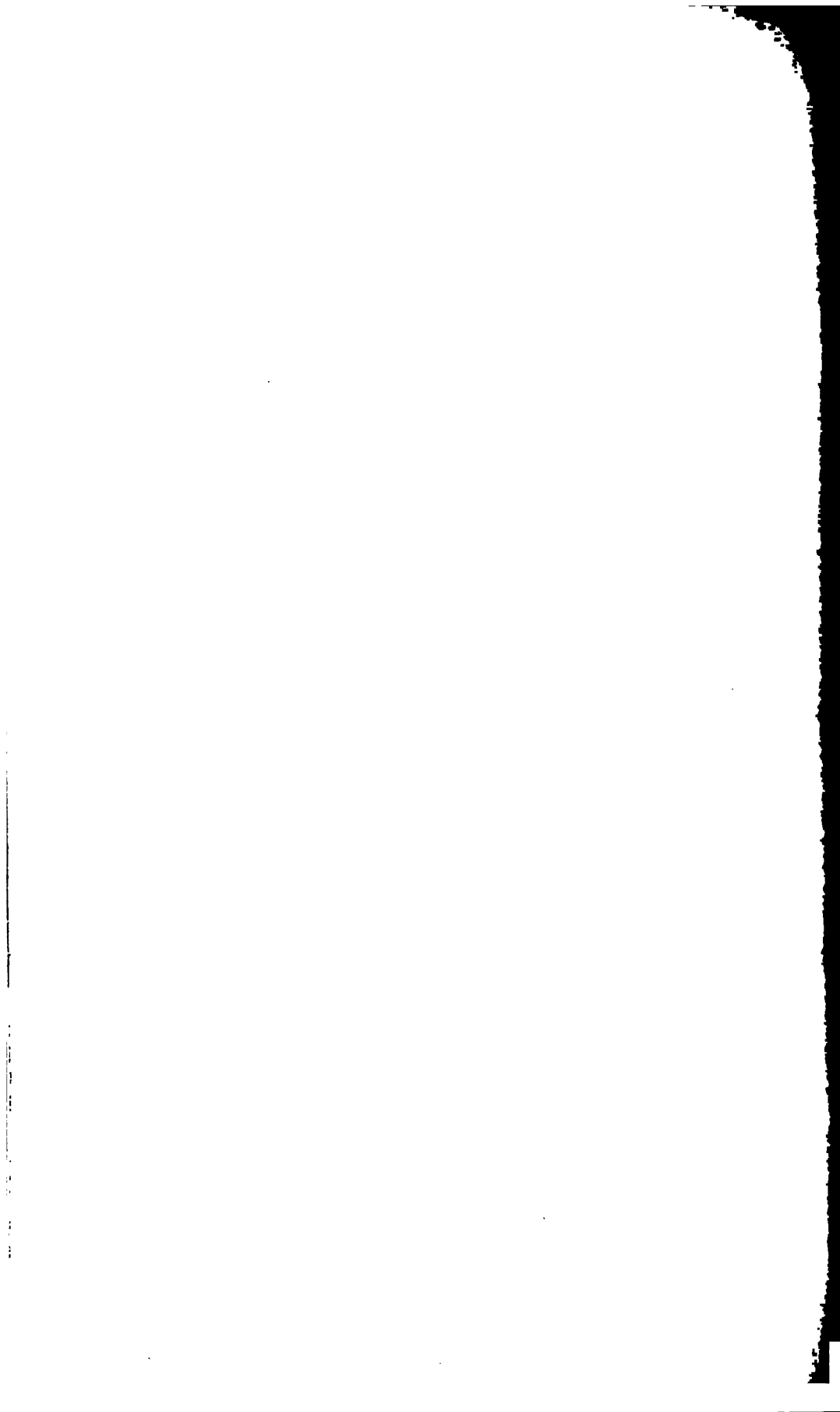
Dec. 1914

12

te

1-1897



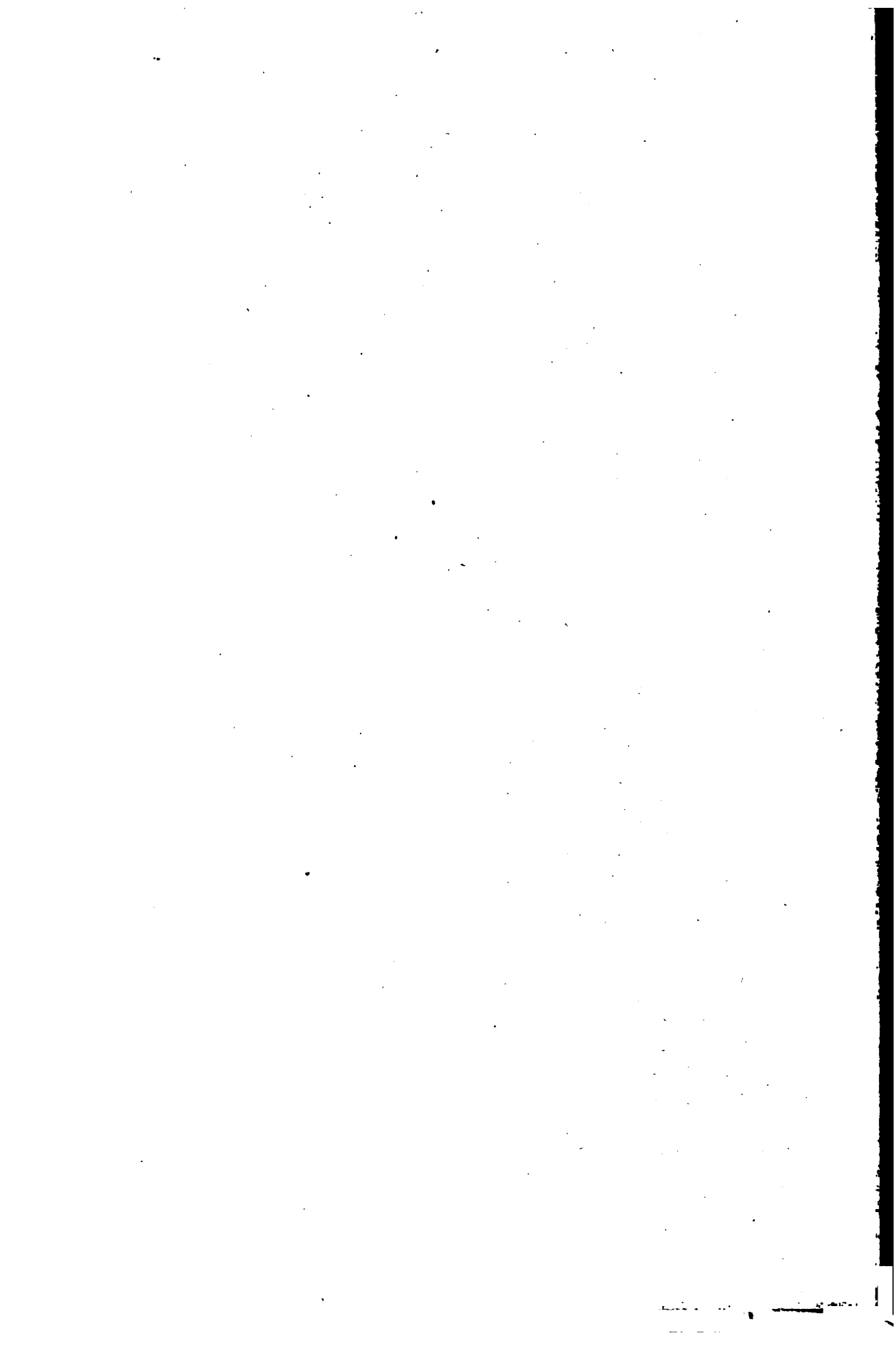


L. h. Can

Dec. 191

12

te



# Blutgefäße im Epithel.

Von

**F. Maurer.**

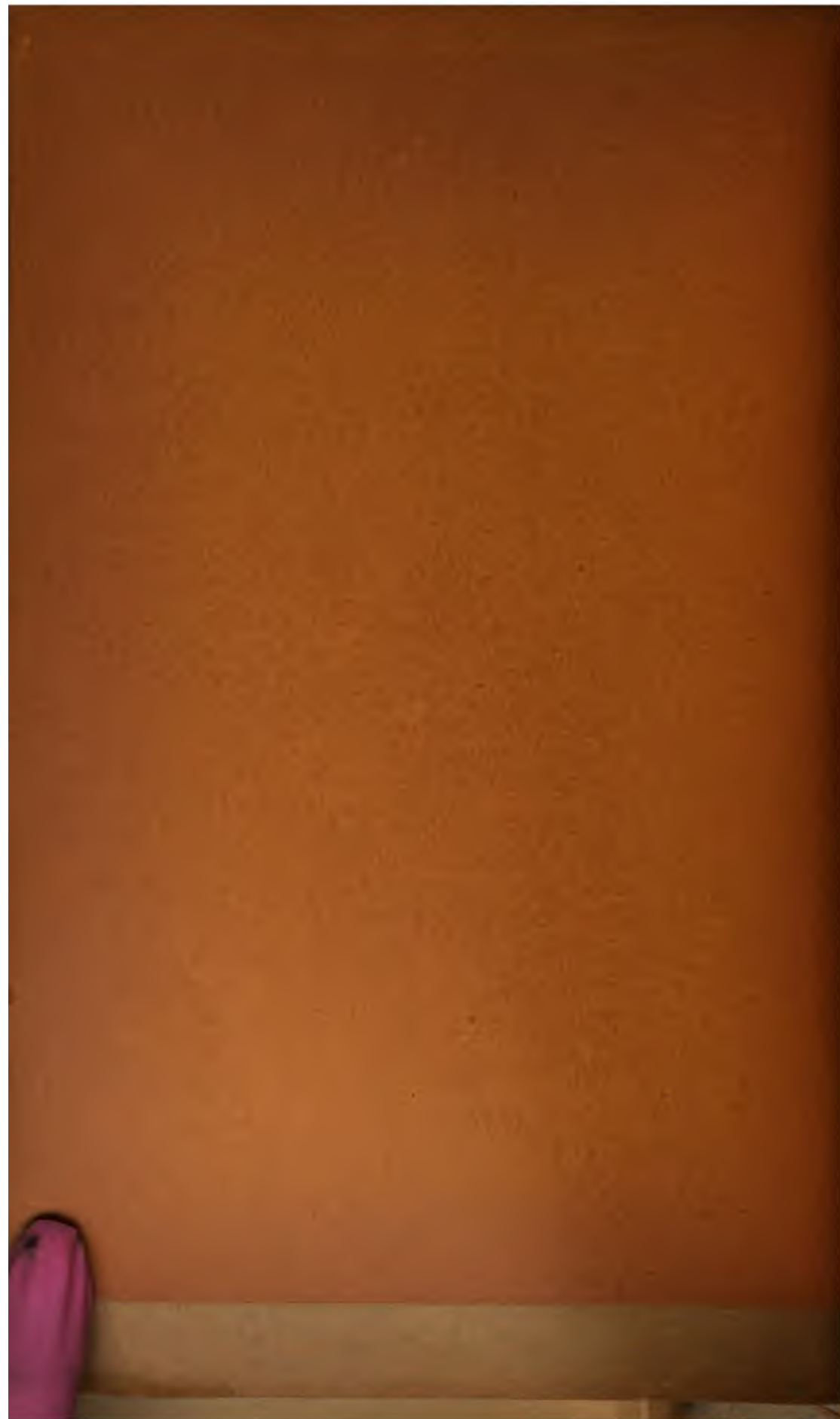
(Mit Taf. XI.)

(Separat-Abdruck aus: Morphologisches Jahrbuch. XXV. 2.)

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1897.



# Blutgefäße im Epithel.

Von

**Prof. Dr. F. Maurer,**  
Prosektor in Heidelberg.

---

Mit Tafel XI.

---

Als ich im mikroskopisch-anatomischen Kurs letzthin zur Demonstration von Flimmerepithel senkrechte Schnitte durch die Gaumenschleimhaut von *Rana temporaria* anfertigen ließ, fiel mir ein eigenthümliches Verhalten des hier bestehenden Epithels auf, das mich veranlasste, die betreffenden Zustände näher zu prüfen und auch bei anderen Amphibienformen zu untersuchen, weil sie mir in verschiedener Beziehung von Interesse schienen.

*Rana temporaria*. Die mir zuerst vorliegenden Schnitte durch die Gaumenschleimhaut zeigten, dass dieselbe von dem bekannten mehrschichtigen Epithel überkleidet war. Die Zellen der tiefen Lagen hatten unregelmäßig kubische Form, darauf folgten mittlere Lagen, in welchen zwischen kubischen Zellen Becherzellen in verschiedenen Ausbildungszuständen sich fanden. Letztere erreichten mit ihren schlanken birnförmig verjüngten Zellkörpern zum Theil die freie Oberfläche des Epithels. Sie erstreckten sich damit zwischen die Elemente, welche hauptsächlich die oberflächlichste Zellenlage darstellten. Solche bestanden in kubischen oder cylindrischen Zellen mit feinkörnigem Plasmakörper, welche an ihrer freien Oberfläche mit Flimmerhaaren in bekannter Weise besetzt waren. Nun fielen mir aber zwischen den Zellen der basalen und mittleren Lagen eigenthümliche, reichlich vorhandene Bildungen auf, welche bei schwächerer Vergrößerung wie Blutkapillaren, mit rothen Blutkörperchen erfüllt, aussahen. Dicht unter der Basalfäche des Epithels



bestanden die gleichen Gebilde reichlicher und gleichmäßiger. Bei starker Vergrößerung zeigte sich, dass die angeführte Deutung dieser Gebilde richtig war. Zufällig waren die Blutgefäße an dem vorliegenden Objekte mit rothen Blutkörperchen strotzend gefüllt.

Unter dem Epithel besteht bekanntlich eine ziemlich dicke fibröse Membran, in ihrem Bau dem Corium des Integumentes ähnlich, nur von geringerer Dicke. Auch hier besteht diese Membran aus Lamellen und diese sind aus Fibrillen zusammengesetzt, welche in der einzelnen Lamelle parallel, in benachbarten Lamellen aber sich rechtwinklig kreuzend, angeordnet sind. Dieser Lamelle sitzt, ebenfalls wie beim Integument, das Epithel nicht unmittelbar auf, sondern es besteht eine subepitheliale Schicht, welche hier am Gaumen eine sehr geringe Dicke besitzt und aus spärlichen, sich durchflechtenden zarten Bindegewebsfibrillen und sehr wenigen Bindegewebszellen besteht.

Stärkere Arterienzweige durchsetzen nun, senkrecht oder schräg gegen das Epithel aufsteigend, jene derbe, dem Corium des Integumentes vergleichbare fibröse Schicht und verästeln sich reichlich in der subepithelialen Lage. Hier findet man ein sehr mächtiges Kapillarnetz, dessen Gefäßlumina beträchtlich weit sind. Was mir speciell wichtig erscheint, ist aber die Thatsache, dass in dieser subepithelialen Lage nicht das letzte oberflächlichste Kapillarnetz sich findet, sondern dass von diesem ausgehend Kapillaren auch in das Epithel eintreten, indem sie sich nicht nur zwischen die Zellen der basalen Lage, sondern noch weiter bis zwischen die Elemente der mittleren Epithellagen fortsetzen, so dass sie die Becherzellen zum Theil umspülen und bis an die basale Fläche der oberflächlichen Flimmerzellen verfolgbar sind (Taf. XI Fig. 1 und 2).

Bei diesem Befund galt es nun auszuschließen, dass diese intraepitheliale Anordnung der Kapillaren nicht etwa thatsächlich subepithelial ist, derart, dass mit den Kapillaren zartes Bindegewebe in Form unregelmäßiger feinsten Papillen sich erhebe. Das ist nun gerade an senkrechten Schnitten leicht zu eliminiren: Man sieht nämlich ganz deutlich allenthalben einzelne Querschnitte und horizontal gelegene Längsschnitte von Kapillaren, die allseitig von Epithelzellen umgeben sind, so zwar, dass die Epithelzellen unmittelbar an das Endothelrohr sich anschließen. Wenn die Kapillaren in Bindegewebspapillen angeordnet wären, so würden sie nur in Schlingenform eindringen können und man müsste die beiden Schenkel

der Schlinge, umgeben von Bindegewebe, erkennen. Einen solchen Befund kann man indessen nirgends nachweisen. Das angeführte Bild setzt deshalb voraus, dass die Blutkapillaren allein und durchaus selbständig in das Epithel, in dessen Intercellularlücken, eingedrungen sind.

Da zu den beschriebenen Schnitten die herauspräparierte Gaumenschleimhaut allein gedient hatte, war es nicht möglich zu entscheiden, in welcher Ausdehnung das Epithel der Mundhöhle diese nahe Beziehung zu Blutkapillaren ausgebildet zeigt. Dazu war es erforderlich, Schnitte durch ganze Amphibienköpfe zu untersuchen. Solche standen mir, wenigstens von jungen Thieren, in zahlreichen Querschnittserien zur Verfügung. Dadurch war zugleich eine Kontrolle möglich, ob es sich in den geschilderten Zuständen nicht etwa um ein Kunstprodukt oder ein Zufallsbild handelte. Das Letztere schloss ich zunächst dadurch aus, dass ich von anderen Exemplaren von *Rana temporaria* die Gaumenschleimhaut an senkrechten Schnitten untersuchte. Da fanden sich denn nur in so fern Unterschiede, als in vielen Objekten die natürliche Injektion mit Blut nicht bestand; aber man konnte auch die leeren Kapillaren nicht nur subepithelial, sondern auch von diesen ausgehend intraepithelial deutlich nachweisen, im Gegensatz zu den Blutkapillaren in anderen Organen, die ohne Injektion ja meist überhaupt nicht zu sehen sind. Daraus, dass man dieselben nun hier auch im leeren Zustande erkennt, ergibt sich, dass sie am Gaumen in ungewöhnlicher Weite und Reichlichkeit ausgebildet sind.

An Querschnitten von ganzen Köpfen jugendlicher Thiere ließen sich die Befunde nun in folgender Weise vervollständigen: Zunächst bestanden hier in so fern gleiche Verhältnisse wie beim erwachsenen Thiere, als das Epithel der Gaumen- resp. ganzen Mundhöhlenschleimhaut von der gleichen Beschaffenheit ist, wie ich es vom erwachsenen Frosch oben schilderte. Das mehrschichtige flimmernde Cylinder-epithel, zwischen dessen mittleren Zellenlagen reichlich Becherzellen entwickelt waren, zeigte sich gegen das Epithel der Epidermis scharf abgegrenzt. Die Grenze befindet sich auf dem kleinen Schleimhautwall, welcher die knorpeligen Ober- und Unterkiefer überzieht, und zwar medial von den Anlagen der Schmelzleisten. Hier schließt sich vollkommen scharf das mehrschichtige Plattenepithel des Integumentes, dessen oberflächliche Zellen einen feinen Cuticularsaum tragen, an das flimmernde Cylinderepithel der Mundhöhle an. Von der epithelialen Überkleidung der Zunge sehe ich hier ab. Die

Beziehungen zwischen Blutkapillaren und Epithel bestanden in gleicher Weise, wie ich es bei der erwachsenen Form schilderte. Längs des Gaumens verläuft jederseits eine starke Gaumenarterie in Begleitung des Ram. palatinus des zweiten Trigeminusastes, und diese Arterie giebt, wie an der Schnittserie erkennbar, zahlreiche Zweige zu der Gaumenschleimhaut ab, welche subepithelial in sehr weite Kapillaren übergehen. Obgleich diese nicht mit rothen Blutkörperchen gefüllt sind, erkennt man sie doch sehr deutlich und es gelingt auch leicht der Nachweis, dass die Kapillaren ins Epithel eindringen und zwischen die Zellen der mittleren Schichten verfolgbar sind.

Es bestehen also beim jungen Thiere, wenige Wochen nach der Metamorphose, an der Gaumenschleimhaut hinsichtlich ihres Baues und des Verhaltens der Blutgefäße genau die gleichen histologischen Verhältnisse wie beim ausgewachsenen Thier.

Von besonderer Bedeutung ist nun die Thatsache, dass das auch hier geschilderte Verhalten der Blutkapillaren zum Schleimhautepithel sich ganz scharf auf den Bereich beschränkt, in welchem flimmern- des Cylinderepithel mit zwischengelagerten Schleimzellen besteht. Genau an der Grenze, wo das in die Epidermis übergehende mehrschichtige Plattenepithel an das Cylinderepithel, das die Mundhöhle auskleidet, angrenzt, liegt unter letzterem das äußerste weite Blutkapillar. Das konnte ich an vielen Schnitten der Serie nachweisen. Im Bereich des mit Cuticularsaum versehenen Plattenepithels fehlen weite Kapillaren sowohl dicht unter der Basalfläche des Epithels als auch zwischen den Epithelzellen im Epithel. Daraus folgt natürlich nicht, und ich hebe es hier besonders hervor, dass ich das auch nicht behaupte, ich sage es folgt nicht daraus, dass hier das Blutkapillarnetz nicht bis dicht an das Epithel heranreiche, vielleicht sogar zwischen dessen Zellen eindringe. Jedenfalls sind die Kapillaren aber hier so eng und zart, wie in anderen Organen auch, so dass sie in nicht injicirtem Zustande nicht nachweisbar sind. Es soll aber betont werden, dass die Kapillaren der Mundhöhlenschleimhaut in scharf gegen das äußere Epithel der Oberhaut abgegrenztem Bezirk erstens subepithelial so weit und stark entwickelt sind, dass man ihre Wandung und weiten Lumina auch ohne künstliche oder natürliche Injektion leicht erkennt, und zweitens, dass eben so deutlich nachzuweisen ist, dass hier diese Kapillaren sich in das Epithel zwischen dessen Zellen bis in die mittleren Lagen hinein fortsetzen. Die gleichen Verhältnisse wie am Gaumen bestehen auch an der

Schleimhaut des Bodens der Mundhöhle. An dem Schleimhautepithel der Zunge fehlt indessen diese starke Ausbildung der Kapillaren und ihr Eindringen ins Epithel; auch an der drüsenlosen Unterfläche der Zunge. An der oberen Fläche der Zunge wird die Ausbildung der Blutkapillaren naturgemäß dem mächtigen Drüsenapparat angepasst.

*Rana esculenta*. In Anschluss an diese Befunde bei *Rana temporaria* untersuchte ich nun auch die Gaumenschleimhaut von *Rana esculenta* und fand hier das gleiche Verhalten. In Taf. XI Fig. 3 gebe ich einen Querschnitt durch den vorderen Theil der Mundhöhle aus dem Abschnitt, in welchem die Zunge am Boden der Mundhöhle angeheftet ist. Hier übersieht man die topographischen Verhältnisse, welche genau dem von *Rana temporaria* geschilderten Befunde entsprechen. Bei *xx*, und *yy*, ist die scharfe Grenze des Mundhöhlenepithels gegen das Oberhautepithel. Das Verhalten der Blutkapillaren an jenem ist auf der Zeichnung angedeutet, die Punkte sind Querschnitte, daneben sind Längs-, und Schrägschnitte durch Kapillaren unter und im Epithel angedeutet. Auf Fig. 4 ist gerade die Epithelgrenze, dem Bezirke *x*, der vorigen Figur entsprechend, bei starker Vergrößerung wiedergegeben. Hier erkennt man erstens, wie unter dem mehrschichtigen flimmernden Cylinderepithel des Gaumens die weiten Kapillaren angeordnet sind, zweitens, wie dieselben von hier aus ins Epithel zwischen dessen Zellen eindringen, drittens wie bei *a*, an der Grenze des Cylinderepithels noch deutlich ein solches Kapillar liegt, und viertens endlich, dass weder unter noch im Plattenepithel, das in die Epidermis übergeht, solche Kapillaren nachweisbar sind.

Bei *Bufo cinereus* und *Hyla viridis* bestehen gleiche Verhältnisse, d. h. auch bei diesen findet man sowohl bei jungen Thieren als auch bei ausgewachsenen Exemplaren unter der basalen Fläche des Epithels der Mundhöhlenschleimhaut ein reichlich entwickeltes Blutkapillarnetz, und von diesem dringen ebenfalls Kapillaren mit sehr weitem Lumen in das Epithel zwischen dessen Zellen ein. Sie sind bis gegen die oberflächlichen Zellenlagen verfolgbar.

In Anschluss an diese Befunde an der Mundhöhlenschleimhaut einiger einheimischen Anuren untersuchte ich auch die diesbezüglichen Verhältnisse bei einigen Urodelen und gebe in Figg. 5 und 6 senkrechte Schnitte durch die Gaumenschleimhaut von *Salamandra maculata* und *Triton alpestris*.

Bei beiden Formen konservierte ich die Köpfe von erwachsenen

Thieren in Chrom-Osmium-Essigsäure. Durch ein Hölzchen hielt ich die Kiefer weit geöffnet, so dass die Konservierungsflüssigkeit die ganze Schleimhaut der Mundhöhle ungehindert erreichte. Nachträglich löste ich die Gaumenschleimhaut vorsichtig ab und legte senkrechte Schnitte durch dieselbe nach Einbettung in Paraffin.

Auf Taf. XI Fig. 5 gebe ich ein Stück eines solchen Schnittes von *Salamandra maculata*, der etwa der Gaumenmitte entnommen ist. Hier besteht ein mehrschichtiges kubisches Flimmerepithel mit eingelagerten Becherzellen von verschiedener Größe. Aus dem unterliegenden Bindegewebe, das hier eine ziemlich dicke Faserlage bildet, in welcher keine Zellen nachweisbar sind, dringen weite Blutkapillare zwischen die Epithelzellen hinein und bilden über der basalen Zellenlage ein weites Netzwerk. Auf der Abbildung erkennt man einen Längs- und zwei Querschnitte solcher Kapillaren. Man sieht ihre Wandung aus platten Epithel (Endothel-)zellen und im Lumen sind rothe Blutkörperchen nachweisbar.

Zur Vervollständigung der Abbildung füge ich noch bei, dass dieser gleiche Befund an der ganzen Gaumenschleimhaut besteht, so dass also auch bei dieser Form eben so wie bei den geschilderten Anuren ein Eindringen von Blutkapillaren in das Epithel der Mundhöhlenschleimhaut besteht. Es erreicht dies Eindringen hier nicht den Grad wie bei *Rana*, in so fern ich das Ende der Kapillaren hier stets über der basalen Zellenlage fand, sie dringen nicht bis in die mittleren Zellenlagen vor.

In derselben Weise zeigt sich der Befund bei *Triton alpestris* (Fig. 6). Auch hier besteht am Gaumen ein mehrschichtiges kubisches Flimmerepithel mit Becherzellen. Unter der Basis derselben befindet sich ein weites Blutkapillarnetz, und auf Fig. 6 habe ich gerade eine Stelle dargestellt, wo ein Kapillar zwischen die basalen Zellen eindringt. In Ergänzung der Figur ist noch zu bemerken, dass auch hier die Blutkapillaren nur über die basale Zellenlage emporsteigen, nicht wie bei *Rana* auch in die mittleren Lagen vordringen.

**Zusammenfassung.** Aus der vorstehenden Schilderung sehen wir, dass bei unseren einheimischen Amphibien, Anuren wie Urodelen, das Epithel der Mundhöhlenschleimhaut vascularisirt ist. Bei den untersuchten Formen (*Rana*, *Bufo*, *Hyla*, *Salamandra* und *Triton*) besitzt bekanntlich die Mundhöhlenschleimhaut mehrschichtiges flimmerndes Cylinder- oder kubisches Epithel, welches mit scharfer Grenze nahe dem Kiefferrand in mehrschichtiges Plattenepithel, das sich in



die Oberhaut fortsetzt, übergeht. Genau der Ausdehnung des Flimmerepithels entsprechend, besteht ein subepithelialer Blutkapillarplexus, von welchem aus Blutkapillare in reichlichem Maße ins Epithel, d. h. zwischen die Epithelzellen, eindringen. Bei Urodelen erstrecken sie sich nur bis über die basale Zellenlage, bei Anuren dringen sie noch weiter, bis zwischen die mittleren Zellenlagen, sogar bis an die Basalfläche der oberflächlichen Flimmerzellen vor. An dem mehrschichtigen Plattenepithel des Kieferrandes, das sich in die Oberhaut fortsetzt, fehlt dieser erweiterte Blutkapillarplexus sowohl sub- wie intraepithelial.

**Litteratur.** Das Schleimhautepithel der Mundhöhle unserer Amphibien ist schon sehr oft beschrieben worden. Es wurde theils als ein- theils als mehrschichtiges bezeichnet. Wenn wir ein einschichtiges Epithel vor uns hätten, so wäre die vorstehende Mittheilung gegenstandslos. Indessen finde ich in den meisten neueren Arbeiten das Epithel als mehrschichtig geschildert. So schildert HOLL<sup>1</sup> in einer genauen Beschreibung vom Verhalten des Epithels in der Mundhöhle der *Salamandra maculata* dasselbe als »stets geschichtet«. Hinsichtlich dieses Epithels bei *Rana temporaria* scheint HOLL<sup>2</sup> nicht ganz sicher zu sein über die Basis des Epithels. Da unter der einfachen Lage von Cylinderzellen Ersatzzellen von rundlicher Form liegen, so handelt es sich natürlich auch um ein geschichtetes Epithel. Die weiteren Angaben HOLL's sind uns von großem Interesse. HOLL giebt nämlich an, dass die rundlichen Ersatzzellen zum Theil im Bindegewebe liegen. Diese letzteren sind offenbar die basalen Epithelzellenlagen, in welche die Blutkapillaren von dem subepithelialen Bindegewebe aus eindringen.

Auch JUST<sup>3</sup> und GRIFFINI beschreiben das Epithel des Froschgaumens als mehrschichtig. Die tiefen Zellenlagen sind für die Regeneration der Flimmerzellen von Bedeutung.

In gleicher Weise bezeichnet F. E. SCHULZE<sup>4</sup> das Epithel der

<sup>1</sup> HOLL, Über das Epithel der Mundhöhle von *Salamandra maculata*. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. XCII. 1885.

<sup>2</sup> HOLL, Zur Anatomie der Mundhöhle von *Rana temporaria*. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Bd. XCV. III. Abth. 1887.

<sup>3</sup> A. JUST, Zur Histologie und Physiologie des Flimmerepithels. Breslauer ärztl. Zeitschrift. 1885.

<sup>4</sup> F. E. SCHULZE, Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Mittheilung. Über das Epithel der Lippen, der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle erwachsener Larven von *Pelobates fuscus*. Abhandl. der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1888.

Mundhöhle bei Batrachierlarven als mehrschichtig und nicht mit Flimmerhaaren versehen.

Von Bedeutung für die aus meinen Angaben zu folgernden Schlüsse ist eine Arbeit von S. H. und S. GAGE<sup>1</sup>, in welcher die Entwicklung des Flimmerepithels im Darmkanal der Amphibien geschildert wird. In jüngsten Stadien fehlt es. Es erscheint zuerst im Ösophagus, wenn der Nahrungsdotter aufgezehrt ist. Bei Salamandrinenlarven beschränkt es sich auf den Ösophagus, bei Rana und Bufo setzt es sich auf die Magenschleimhaut fort. Dieses Flimmerepithel erleidet zur Zeit der Metamorphose eine Rückbildung und an seiner Stelle wird ein neues Flimmerepithel ausgebildet, das sich auf Mundhöhle und Ösophagus beschränkt (nach BRAUN u. A. setzt es sich auch beim erwachsenen Frosch in den Magen fort). Bei Amphibien mit Wasserathmung fehlt das Flimmerepithel der Mundhöhle.

Eine Arbeit von MAYZEL (russisch), die über die Regeneration von Epithelzellen handelt, steht mir nur im Referat zur Verfügung. Die abgestoßenen Epithelzellen werden stets durch darunter liegende Epithelzellen ersetzt. MAYZEL schildert das auch vom Froschgaumen. Genauer über die Anordnung der Ersatzzellen ist aus dem Referat nicht zu ersehen.

Die angegebenen Arbeiten führe ich hier an, um zu zeigen, dass die neueren Autoren das Mundhöhlenepithel der Amphibien als mehrschichtig bezeichnen, was ich in meinen Befunden bestätigen kann. Von einem Eindringen der Blutkapillaren zwischen die Epithelzellen der tiefen Lagen finde ich nirgends etwas erwähnt. Nur die Angabe von HOLL in Betreff Rana temporaria, wo die in der Tiefe befindlichen Ersatzzellen zum Theil im Bindegewebe liegen sollen, deuten darauf hin, dass HOLL Ähnliches gesehen hat wie ich, die Bilder aber anders auffasste.

### Bedeutung der Befunde.

Die in Vorstehendem beschriebenen Verhältnisse sind nach verschiedenen Richtungen hin bedeutsam: Erstens hinsichtlich des histo-

<sup>1</sup> S. H. GAGE und S. PHELPS GAGE, Changes in the ciliated areas of the alimentary canal of the Amphibia during development and the relation to vancement to the mode of respiration. Proceed. of the American association for the advancement of science. Vol. XXXIX. 1890.





logischen Bildes, zweitens in vergleichend-anatomischer Beziehung, und drittens in ihrem physiologischen Werthe.

Das histologische Verhalten, derart, dass Blutkapillare ins Innere eines mehrschichtigen Epithels eindringen, complicirt in hohem Maße den Bau des Epithels und lässt dasselbe in einem bestimmten Sinne differenzirt erscheinen. Es ist dies eine Weiterbildung von Zuständen, die an Epithelien vielfach bekannt geworden sind. Zwischen die Zellen von ein- und mehrschichtigem Epithel dringen bekanntlich vielfach lymphatische und pigmentirte Zellen ein. Ich erinnere hier an die Pigmentzellen in der Epidermis von Fischen, Amphibien und Reptilien, ferner an die vereinzelt lymphatischen Zellen in der Oberhaut der gleichen Wirbelthierformen, sowie die Einwanderung einzelner oder großer Massen solcher Zellen in das Epithel der Darmschleimhaut (Tonsillen, Agmina Peyer), wie sie bei allen Wirbelthieren bekannt ist. Ein weiterer Schritt in der Beeinflussung des Baues eines Epithels durch aus der Tiefe eindringende Theile ist bekannt an der Epidermis von Fischen, die ich in Anschluss an Mittheilungen anderer Autoren unlängst genauer geschildert habe. Hier handelt es sich nicht um Einwandern einzelner oder auch reichlicher Zellen ins Epithel, sondern um die Bildung eines Lymphkapillarplexus, welcher zwischen oder über der basalen Zellenlage der Epidermis ausgebildet ist und in dessen Lumen neben lymphatischer Flüssigkeit Lymphzellen enthalten sind. Eine selbständige Wandung kommt diesem Plexus nicht zu, dieselbe wird von den Epidermiszellen gebildet, doch heben sich die Lumina dieses einheitlichen Plexus durchaus scharf von den feinen Intercellularlücken der Epidermis ab. Die diesbezüglichen Verhältnisse sind von mir aus der Oberhaut des Aales, der Barbe, des Karpfen u. a. Knochenfische abgebildet worden. In den hier behandelten Fällen ist nun ein Blutkapillarnetz ins Epithel eingedrungen. Es folgt ebenfalls den Intercellularlücken, besitzt aber eine eigene epitheliale (endotheliale) Wandung. Hierdurch hört ein solches Epithel auf, einfaches Epithelgewebe zu sein, es nimmt anatomisch eine höhere Stufe ein, auch eine viel höhere als ein Epithel, in welchem Lymph- oder Pigmentzellen, oder ein Lymphgefäßplexus eingelagert ist, und darum ist der beschriebene Befund am Epithel der Mundhöhlenschleimhaut unserer einheimischen Amphibien histologisch von Bedeutung.

Vergleichend-anatomisch betrachtet, ist der mitgetheilte Befund ebenfalls bedeutungsvoll. Bekanntlich ist es bei sämtlichen Wirbelthieren die Kopfdarmhöhle mit ihrer Schleimhautauskleidung, welche

die Respirationsorgane in verschiedener Weise ausbildet. Wie die Kiemen der Fische und der Amphibien (hier ist abzusehen von den äußeren Kiemen der Larven, welche Organe der Hautathmung darstellen) sich aus der Schleimhaut der Kopfdarmhöhle entwickeln, so hat man auch die Lungensäcke phylogenetisch mit Recht als speciell differenzirten Theil dieses Darmabschnittes aufgefasst. Da in diesen beiden Athmungsorganen ganz verschiedene Theile der Kopfdarmhöhle in Anspruch genommen sind, so ist es verständlich, wenn auch in dem nicht speciell im Dienste der Respiration stehenden übrigen Theil der Kopfdarmhöhle Einrichtungen bestehen, welche in einfacher Form eine anatomische Grundlage für die Betheiligung an dieser Funktion darbieten.

In den letzten Jahren sind gerade von Amphibien lungenlose Formen bekannt geworden. Es liegen hierüber die Arbeiten von WILDER<sup>1</sup>, CAMERANO<sup>2</sup> und LÖNNBERG<sup>3</sup> vor. Von WILDER wurde zuerst bei *Desmognathus* und *Plectodon* das Fehlen der Lungen beschrieben, LÖNNBERG und CAMERANO haben diesen noch eine größere Anzahl von Salamandriden hinzugefügt, bei welchen Kehlkopf- und Lungenanlage theils rudimentär bleibt, theils gänzlich fehlt. Von diesen Autoren wird angegeben, dass die Respiration theils durch die Haut, theils durch den Darm geleistet wird. CAMERANO weist auf eine *Respirazione bucco-pharyngea* hin. Es muss demnach hier in der Schleimhaut der Mundhöhle ein respiratorisches Gefäßnetz bestehen. Über dessen Ausbildung und Anordnung fehlen aber genauere Angaben und Abbildungen. Eine Rückbildung der Lungen kann naturgemäß nur eintreten, wenn diese Organe funktionslos werden, d. h. wenn die ihnen zukommende Leistung von anderen Organen in einer für den Organismus genügenden Weise übernommen wird. Das setzt schon voraus, dass bei den Amphibien mit wohlausgebildeten Lungen eine Einrichtung besteht, welche bei stärkerer Entfaltung die Lungen überflüssig macht. Es ist schon lange bekannt, dass die Hautathmung auch bei Fröschen eine große

<sup>1</sup> WILDER, Lungenlose Salamandriden. *Anatom. Anzeiger*. Bd. IX. Nr. 7. 1894; und *Lungless Salamanders*. *Anatom. Anzeiger*. Bd. XII. Nr. 7. 1876.

<sup>2</sup> CAMERANO, *Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni*. *Atti d. R. Accadem. delle scienze Torino*. Vol. XXIX. 1894; und *Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni etc.* *Anatom. Anzeiger*. Bd. XII. 1896. Nr. 4 und 5.

<sup>3</sup> LÖNNBERG, *Notes on tailed Batrachians without lungs*. *Zool. Anzeiger*. Bd. XIX. 1896. Nr. 494.

Rolle spielt. Es ist hier ein subepitheliales Gefäßnetz ausgebildet. Von den Brüdern SARASIN ist ein Eindringen von Blutkapillaren in die Epidermis bei Ichthyophys als wahrscheinlich geschildert worden. Es ist wohl möglich, dass dieser Einrichtung ebenfalls respiratorische Bedeutung zukommt. Es mögen meine Schilderungen hier anzuschließen sein. Bei unseren einheimischen Amphibien besteht in der Mundhöhlenschleimhaut ein Blutkapillarnetz, das zur respiratorischen Funktion geeignet erscheint, besonders dadurch geeignet, dass der Plexus nicht subepithelial bleibt, sondern auch in das Epithel eindringt. Wir sind hiermit schon auf die physiologische Bedeutung dieses histologischen Bildes gekommen. Ich habe seither stets nur von der respiratorischen Bedeutung dieser Einrichtung gesprochen. Es fragt sich nun, ob diese Leistung die Veranlassung zur Entfaltung des intraepithelialen Kapillarnetzes ist. Dieser Ansicht bin ich nicht.

Die Bildung eines subepithelialen Gefäßnetzes hat wohl in erster Linie die Bedeutung, dem Epithel die zu seiner Ernährung nötigen Stoffe zuzuführen. Wird das Epithel sehr schichtenreich, so dringen ernährende Bahnen auch zwischen seine Zellen ein. So mag der lymphatische Gefäßplexus in der Epidermis vieler Fische verständlich sein. Auch die Anregung, dass Blutkapillaren in das Epithel eindringen, mag durch die Bedürfnisse des Epithels in erster Linie geboten sein. Wird der hierdurch geschaffene nähere Kontakt des Blutes mit dem umgebenden Medium durch den ermöglichten Gasaustausch auch für den Gesamtorganismus bedeutungsvoll, so kann diese sekundäre Beziehung allerdings Veranlassung werden, dass die Vascularisierung des Epithels in respiratorischem Sinne eine weitere Ausbildung erfährt. Eine weitere Einrichtung erscheint in dieser Beziehung fernerhin von Bedeutung, das ist die Flimmerung des Mundhöhlenepithels. Durch die Flimmerung wird naturgemäß eine fortwährende Bewegung des äußeren Mediums hervorgebracht. Das betrifft direkt den Schleim in der Mundhöhle, indirekt die daselbst vorhandene Luft. Von Interesse hierfür sind die oben angeführten Angaben von GAGE, welche die Entwicklung des Flimmerepithels betreffen.

Bei Larven und perennibranchiaten Formen fehlt das Flimmerepithel in der Mundhöhle. Die Ausbildung des Flimmerepithels in der Mundhöhle mag in oben angedeutetem Sinne mit der Vascularisierung dieses Epithels von Bedeutung für die Respiration sein. Es wäre von Interesse, die lungenlosen Amphibienformen genauer in

dieser Richtung zu untersuchen; immerhin erscheint es wichtig, dass auch bei Formen mit wohlausgebildeten Lungen Einrichtungen an der Mundhöhlenschleimhaut bestehen, welche diese zu einer Betheiligung an der Respiration fähig machen.

Heidelberg, December 1896.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XL.

- Fig. 1. Senkrechter Schnitt durch die Schleimhaut von der Mitte des Gaumens einer ausgewachsenen *Rana temporaria*. *E* Schleimhautepithel; *S* bindegewebige Grundlage der Schleimhaut; *C* Blutkapillar, vom Bindegewebe aus ins Epithel eindringend; *c*, Querschnitte durch Blutkapillare zwischen den Zellen des Epithels.
- Fig. 2. Ein gleicher Schnitt. *C* subepitheliale Blutkapillare; *c*, intraepitheliale Blutkapillare. *E* und *S* wie Fig. 1.
- Fig. 3. Querschnitt durch den Vorderkopf einer jungen *Rana esculenta*, zwei Wochen nach der Metamorphose. Ventrale Kopfhälfte. *M* Mundhöhle; *Z* Zunge; *E* Epithel der Schleimhaut des Bodens der Mundhöhle; *E*, Epithel der Gaumenschleimhaut; in *E* und *E*, sind mit brauner Farbe die ins Epithel eindringenden Blutkapillaren angedeutet. Bei *x* und *x*, *y* und *y*, scharfe Grenze des flimmernden Mundhöhlenepithels gegen das in die Oberhaut übergehende mehrschichtige Plattenepithel. *O* Oberkiefer-, *U* Unterkieferquerschnitt; *B* Schädelbasis; *B.O* Lage des Bulbus oculi.
- Fig. 4. Der Bezirk *x*, der Fig. 3 bei starker Vergrößerung. *a* Epithelgrenze; *E* Gaumenepithel; *E*, mehrschichtiges Plattenepithel des Kiefferrandes, in die Epidermis sich fortsetzend; *c* subepitheliale Blutkapillare; *c*, dieselben zwischen die Zellen des Gaumenepithels eindringend; *c*, intraepitheliale Blutkapillare.
- Fig. 5. Senkrechter Schnitt durch die Schleimhaut von der Mitte des Gaumens einer erwachsenen *Salamandra maculata*. 250/1. *E* Schleimhautepithel; *S* bindegewebige Grundlage der Schleimhaut; *c* subepitheliales Blutkapillar, in das Epithel eindringend; *c*, intraepitheliale Blutkapillare.
- Fig. 6. Senkrechter Schnitt durch die Schleimhaut der Mitte des Gaumens eines erwachsenen *Triton alpestris*. 250/1. Bezeichnungen wie Fig. 5.

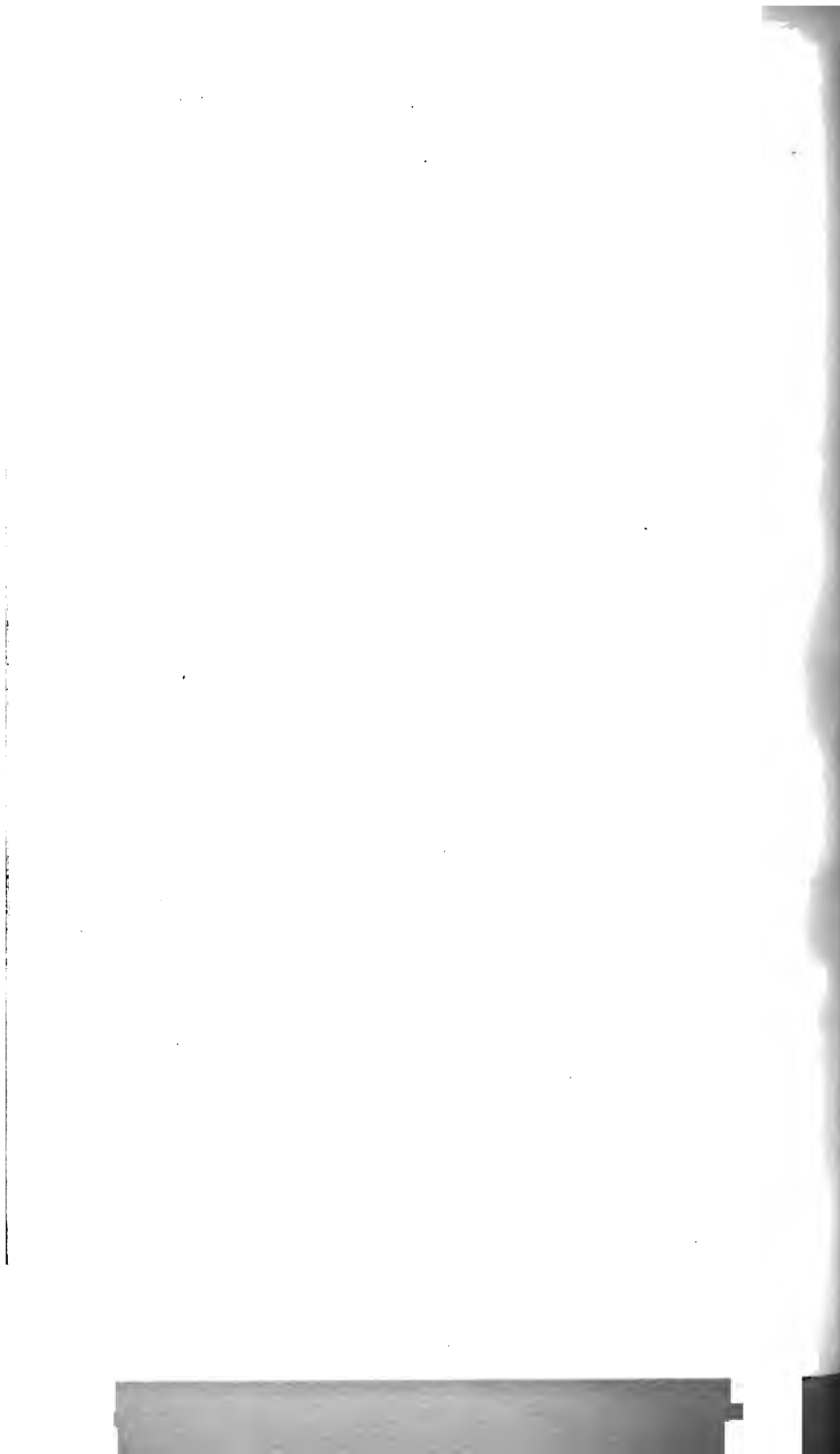


Fig 3 *Rana esculenta*.

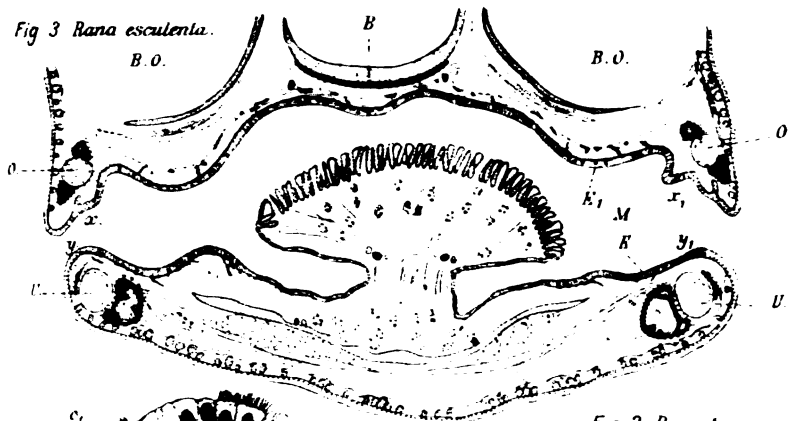


Fig 2 *Rana temporaria*.

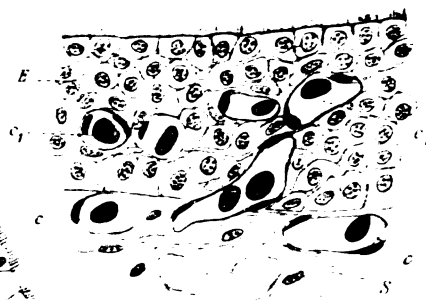


Fig 4  
*Rana*  
*esculenta*

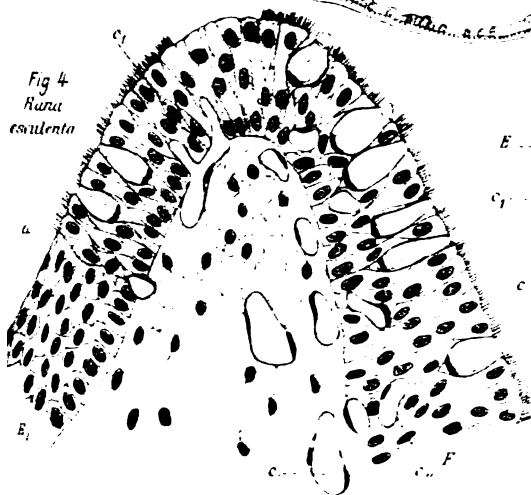


Fig 6. *Triton alpestris*.

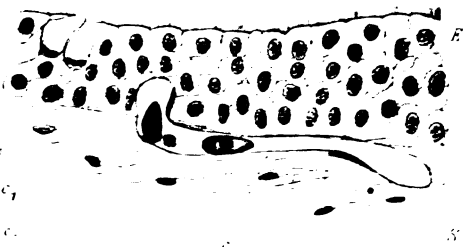


Fig 1 *Rana temporaria*.

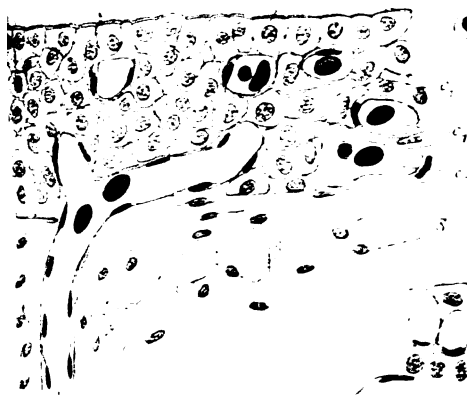
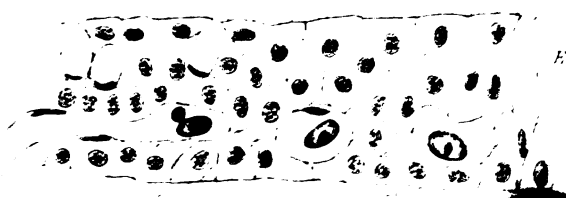
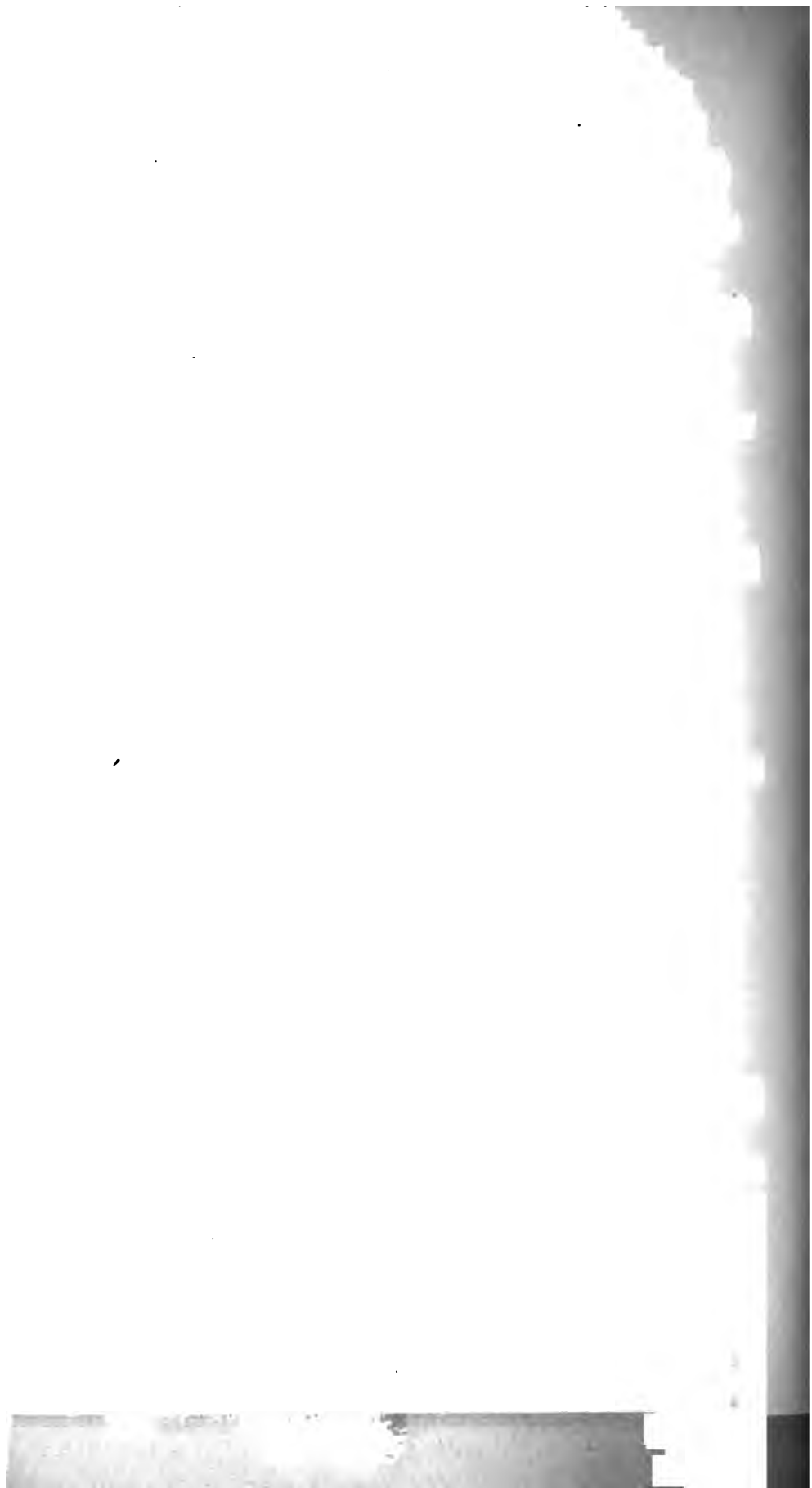


Fig 5 *Salamandra maculata*.







St. Cam  
Dec 1914

12

te



Chas. S. Camp

D.C. 1914

PROCEEDINGS  
OF THE  
CALIFORNIA ACADEMY OF SCIENCES

ZOOLOGY.      THIRD SERIES.      VOL. I, No. 1.

---

12-

PLASMOCYTES;

THE SURVIVAL OF THE CENTROSOMES AND ARCHOPLASM OF THE  
NUCLEATED ERYTHROCYTES, AS FREE AND INDEPENDENT  
ELEMENTS IN THE BLOOD OF BATRACHOSEPS  
ATTENUATUS ESCH.

BY

GUSTAV EISEN, PH. D.,

*Curator in the California Academy of Sciences.*

WITH TWO PLATES.

*Issued April 1, 1897.*

SAN FRANCISCO:  
PUBLISHED BY THE ACADEMY.  
1897.



SEP

The cost of publication of the present paper has been generously contributed by two members of the Academy of Sciences, the late J. Z. DAVIS, Director of the Museum of the Academy, and W. S. KEYES, one of the Trustees of the Academy.

# PLASMOCYTES;<sup>1</sup>

THE SURVIVAL OF THE CENTROSOMES AND ARCHOPLASM OF THE NUCLEATED ERYTHROCYTES, AS FREE AND INDEPENDENT ELEMENTS IN THE BLOOD OF BATRACHOSEPS ATTENUATUS ESCH.

BY GUSTAV EISEN, PH. D.,

*Curator in the California Academy of Sciences.*

## CONTENTS.

	PAGE.
PLATES I AND II.	
I. INTRODUCTORY.....	4
II. METHODS OF INVESTIGATION.....	5
<i>General Remarks</i> .....	5
III. STAINING.....	6
<i>Toluidine</i> .....	7
<i>Eosin-methyl blue "O"</i> .....	7
<i>Iron-haematoxylin</i> .....	7
<i>Ehrlich-Biondi and other stains</i> .....	8
IV. THE BLOOD ELEMENTS.....	8
<i>General Remarks</i> .....	8
<i>Non-nucleated Erythrocytes</i> .....	9
<i>Nucleated Erythrocytes</i> .....	9
<i>The Fusiform Corpuscles</i> .....	10
<i>Leucocytes with Polymorphous Nucleus</i> .....	10
<i>Smaller Mononuclear Leucocytes</i> .....	12
<i>Leucocytes with Eosinophile Granulation</i> .....	12
<i>Leucocytes of Various Kinds in Dissolution</i> .....	12
<i>Plasmocytes</i> .....	13
V. THE FUSIFORM ELEMENTS.....	14
VI. THE PLASMOCYTOBLASTS.....	16
VII. CYTOSOME.....	20
<i>The Plasmosphere</i> .....	20
<i>Hyalosphere</i> .....	22
<i>The Granosphere</i> .....	22
VIII. ARCHOSOME.....	25
<i>The Centrosphere</i> .....	25
<i>Somosphere and Centrosomes</i> .....	26
IX. DIFFERENT KINDS OF PROTOPLASM.....	27
X. DEVELOPMENT OF THE PLASMOCYTOBLAST INTO PLASMOCYTES..	28
XI. THE PLASMOCYTES.....	29
<i>General Remarks</i> .....	29

<sup>1</sup> Presented for publication May 27, 1896.

March 31, 1897.

	PAGE.
<i>Homology of the Plasmocytes and Plasmocytoblasts</i> .....	30
<i>Different Kinds of Plasmocytes</i> .....	31
<i>The Spheres of the Plasmocytes</i> .....	32
<i>Food Supply in the Somosphere</i> .....	35
<i>Unequal Staining of the Archosomal Spheres</i> .....	36
<i>Absence of a Cell Membrane</i> .....	37
<i>Absence of Nucleus</i> .....	37
<i>Degeneration of the Plasmocytes</i> .....	38
<i>Abnormal Plasmocytes</i> .....	38
<i>Amœboid Movements</i> .....	39
<i>Growth and Phagocytosis</i> .....	41
<i>Duplicity of the Plasmocytoblasts</i> .....	42
<i>The Ultimate Fate of the Plasmocyte</i> .....	43
<i>Adhesive Nature of the Cytoplasm</i> .....	44
XII. THE INDEPENDENCE OF THE ARCHOSOME .....	45
<i>Identification of the Spheres</i> .....	51
<i>Plasmocyte and Leucocyte</i> .....	57
XIII. SUMMARY .....	58
MEASUREMENTS OF CORPUSCLES .....	63
BIBLIOGRAPHY .....	64
EXPLANATION OF THE FIGURES .....	66
STAINS .....	72

## I. INTRODUCTORY.

THE elements, or corpuscles, of the blood of *Batrachoseps attenuatus* are highly interesting, differing as they do in several important points from the corresponding elements of the blood of all other batrachians of which I have any knowledge. *Batrachoseps attenuatus* is one of the most common species of the order in this part of California, and material for study may be had at any time of the year and almost anywhere. Not only do the red cells of the blood vary enormously in size and shape, but they differ also from the blood of other batrachians in the fact that very few of them are nucleated. But the most interesting feature of the blood is the presence of a new corpuscle, which I have termed *plasmocyte*. In this paper I expect to prove that these plasmocytes are the remnants of the extra-nuclear part of fusiform corpuscles; that they consist of the archosome—archoplasm and centrosomes—which has survived, while the nucleus has been destroyed; that this archosome has surrounded itself with various envelopes

of cytoplasm; and that the plasmocytes have thus become free and independent elements of the blood. So far I have only demonstrated the presence of the plasmocytes in *Batrachoseps*, *Phrynosoma*, *Diemyctylus*, and human blood, and it is not improbable that with proper methods they will be found in the blood of other animals. This paper will, however, treat only of the blood of *Batrachoseps*; but I may be permitted to state that, as regards the human blood, the plasmocytes are so small that without first having studied the larger ones in the *Batrachoseps* blood I could never have recognized their structure. In the human blood they have been confounded with blood plates, the structure having been obscured by improper methods of investigation.

Some may, after a perusal of my plates, insist that the blood of *Batrachoseps* is so called pathological blood, on account of the abnormal form, variation in size, absence of nuclei, etc.; but I will here hasten to state that this is not the case. *Batrachoseps* possesses the same form of blood whether young or old, whether examined in the spring, in fall, or in winter. In fact, the blood described here is absolutely normal.

## II. METHODS OF INVESTIGATION.

*General Remarks.*—The delicate plasmocytes can only be studied on cover glass preparations, and even for the other corpuscles this method of investigation was found the most exact and satisfactory. Observation on moist stage and in 0.6 salt solution was also found useful and instructive. The methods generally used for preparing cover glasses with blood of higher animals are useless for batrachian blood. The large corpuscles would roll up and twist, and become so distorted that no minute details could be made out. I have obtained the best results as follows: the covers must be absolutely chemically clean and polished. For spreading the blood I use a pair of small forceps with curved prongs of exactly the same size and shape. The animal is etherized



and the head is clipped off just above the heart. Blood is then caught by the curved points of the forceps, which must be closed. The prongs are then quickly passed over the cover glass, always in the same direction and never twice over the same place, as the blood cells would then be disturbed. A zigzag movement over the glass is best when it is desirable to cover the whole surface. The forceps must not be lifted at the margin, but simply be pushed back; the quicker this is done the better the blood will be spread. The blood coagulates with great rapidity, and even if the blood supply would hold out it is hardly possible to procure more than two or three good cover glass preparations from the same animal. With some practice it is not difficult to so spread the blood that the film is only one corpuscle thick, and so that the individual corpuscles are not distorted. Great haste is necessary as a second's delay may result in failure. Furthermore, the corpuscles should be so far apart that the small plasmocytes are entirely free, as, if massed together, they cannot be properly studied.

The cover glasses are then at once placed with the film downwards on clean, dusted, blotting paper, and covered with a bell glass. This is absolutely necessary, as even under well closed bells some dust will penetrate and settle on the upper side of the glass. Afterwards these foreign substances may be mistaken for centrosomes, experience having shown me that through some cause or other these specks of dust frequently settle in just those places where a centrosome is to be expected.

After twelve hours or more of air drying, the cover glass is dropped into a shallow dish containing absolute alcohol, and allowed to remain two hours or longer. It may then be taken out and dried between blotting papers, after which it is ready for staining.

Two points are important to observe: the blotting paper must be smooth and not corrugated; and after the glass has finally become dry it must be brushed off with a fine, clean, soft brush, in order to remove all the dust, which settles with astonishing rapidity, even in a few seconds.

## III. STAINING.

I have tried a great variety of stains and found only a very few of them useful, while some, like hæmatoxylin, proved even injurious. I will mention the stains in order of usefulness as regards bringing out the details of the plasmocytes.

*Toluidine*.—Watery solution, not quite concentrated. I found this the most useful stain, since it differentiated the various spheres and zones of the plasmocyte with great precision, and without fail. The glass was made to swim in the solution for about three minutes, then washed off with distilled water and dried between pieces of blotting paper. It was then brushed off with a camel's hair brush, and mounted in gum-thus-xylol. The toluidine stains the granosphere violet, the other spheres blue, excepting the hyalosphere which remains unstained. The centrosomes stand out generally quite black. I tried a number of brands of thionin, but none gave satisfactory results as compared with the toluidine.

*Eosin-Methyl Blue "O."*—Watery solution of eosin three minutes, washing with water until the stain has receded from the blood serum, leaving only the cells stained. Then watery methyl blue "O" for about ten seconds, washing with water, and mounting as before. This method gave now and then very excellent results, as the eosin has a special affinity for the centrosphere and the hyalosphere, while it leaves the granosphere unstained, the latter being stained by the blue (fig. 49). But this method was never sure, and frequently quite unreliable, though when it succeeded it gave results not obtainable in any other way. The eosin demonstrated that the centrosphere is entirely distinct from the granosphere on one side, and from the somosphere on the other. I found methyl blue "O" more satisfactory than any other brand or variety of this stain. It stains quicker and more intensely.

*Iron-Hæmatoxylin*.—Another staining method which I have found of interest and value is the iron-alum-hæmatoxylin stain as perfected by M. Heidenhain. The method is the same

as the one used with sections; the cover glasses are first floated in one liquid, then in the other, and finally washed and mounted in the usual way. By this method the centrosomes in the plasmocytes will stain, but the cytoplasmic sphere will remain unstained. Valuable only as showing the centrosomes.

*Ehrlich-Biondi and Others.*—Useful for all elements except for plasmocytes. The latter are diffusely stained, and the respective spheres are seldom differentiated. The effect is to some degree the reverse of toluidine. The hyalosphere is never left clear and is seldom differentiated from the plasmosphere; the granosphere is frequently left lighter than the centrosphere; the other blood elements are, however, exquisitely stained. In order to attain the best results the mixture should be acidified with oxalic acid and water, and even the cover glass should finally be washed off with a weak solution of the same. In this way the centrosomal spheres in the leucocytes are brought out strongly and chromatically.

Among other stains I found metanil yellow useful in staining the plasmocytoblast while yet in the erythrocyte. It will now and then, not always, bring out the outlines sharply, but will only give a few details. The method is to first stain for several minutes with an aqueous solution of metanil yellow, wash with water, and double stain with thionin. A second staining with metanil is sometimes necessary. By this method I have demonstrated the existence of the plasmocytoblast, as well as the two outer layers of cytoplasm, in perfect, nucleated erythrocytes.

#### IV. THE BLOOD ELEMENTS.

*General Remarks.*—The respective elements in the blood of *Batrachoseps* are in short as follows: Nucleated erythrocytes, non-nucleated erythrocytes, polymorphous leucocytes, lymphocytes with solid round nucleus, fusiform corpuscles, degenerating leucocytes, and finally plasmocytes; the latter now described for the first time. Of the leucocytes there

are various kinds, the ordinary ones, eosinophile cells, and other strongly granulated cells which do not stain with any of the stains I have so far tried. While it is the fusiform elements and the plasmocytes which will principally occupy our attention, a short description of all the elements is necessary. The measurements given later have been calculated by Mr. George Otis Mitchell, whose careful measurements of the human blood cells are well known and accepted as standard.

*Non-nucleated Erythrocytes.*—These constitute by far the great majority of the red blood cells. The proportion between the non-nucleated and the nucleated red blood cells is probably as 99 to 1 at any time, though I have not made a sufficient number of countings to fully ascertain the fact. In some *Batrachoseps*, especially early in the spring of the year, the nucleated red cells are so scarce that on a well spread cover glass I have found but a single corpuscle. At other times they are much more numerous, so that in a field viewed under Zeiss *AA* we may count from 100 to 200 nucleated red blood cells, all the others being non-nucleated. A striking characteristic of all the red blood cells, nucleated and non-nucleated, is their great variation in size. Some are smaller than the human red blood cell, while others surpass it with a diameter seven times as great in every direction; and this variation in size is not confined alone to the non-nucleated red blood cells, but also to the nucleated ones. The smallest nucleated cells besides the nucleus consist of only a very narrow rim of cytoplasm and hæmoglobin. In the non-nucleated red blood cells I have never observed any structure that I could at all identify as cytoplasm and centrosomes.

Figs. 1, 2, 3, 4, 5, and 6 represent various non-nucleated cells. There are also numerous cells of the same size and shape as those represented in figs. 7 to 11. The form of the red cells varies considerably, hardly any two being exactly alike; some are round, others oval, while many are oblong and biconcave (fig. 5).

*Nucleated Erythrocytes.*—To the description already given

I can add only a few words as regards the nucleus. The nucleus varies in size considerably, but not so much as the cytoplasmic part. The shape of the nucleus varies more than its size; thus many nuclei are round, while others are oblong. The former are represented by figs. 10 and 20, the latter by 7, 8, 9, and 11.

I have already stated that with metanil yellow and thionin part of the cytoplasm can be stained enough to show exactly the same general structure as the fusiform corpuscles, of which more further on. Of the details of the nucleus I have made no particular study, but I find that it possesses the same polarity as that described by Heidenhain. (See diagrams given in his "Kern und Protoplasma," Taf. ix, fig. 8.)

*The Fusiform Corpuscles.*—A more detailed description of these will be given further on. Here I will only state that they occur in large numbers and are more numerous than even the nucleated red blood cells. They are found in all stages of degeneration and disintegration.

*Leucocytes with Polymorphous Nucleus.*—These are found in varying numbers. In some specimens they are much more numerous than in others. In figs. 14 to 19 I have shown some types, each displaying a pronounced microcentrum which in a general way resembles those described by Heidenhain, only the microcentrum is surrounded by a small, deep-staining, starlike sphere, which sometimes separates the centrosomes and the centrospheres from each other. A somosphere I have not with certainty observed. Stained with Ehrlich-Biondi, the fine connections between the lobes of the nucleus do not become visible. These fine connections are, however, brought out with toluidine, showing that the various parts of the nucleus are in reality connected. I have never seen entirely isolated parts. These fine connections frequently show one or two minute triangular nodes of very characteristic form, but I have not given them any particular study and wish only to call attention to them. These leucocytes vary but little in size. Two of the figures, 19b and 19c, represent polymorphous leucocytes stained with

toluidine blue. I wish especially to call attention to the star-like pink-colored zone in the center, which appears to me identical with the granosphere. It is brought out only after several hours immersion in toluidine. The centrosomes are rarely stained by the toluidine, and the archoplasmic spheres are much less distinct than when stained with Ehrlich-Biondi. This granosphere in the leucocytes is exceedingly delicate but nevertheless distinct. I have never seen any rays reach to the cell wall; they always stop in the cytoplasm. Rays are frequently seen in the leucocytes extending from the archoplasmic region toward the periphery of the cell, but they consist of two distinct substances: granosphero-plasm, staining pink, and other cytoplasm, staining blue (fig. 19c). The outer part of the ray contains cytoplasmic microsomes, while the middle part of the same ray consists of microsomes of the granospheres. The Ehrlich-Biondi stain is thus misleading, as it does not differentiate the granosphere from the cytoplasm; or, if a slight differentiation is made, it appears as though the zonal rays surrounding the microcentrum are all, and throughout, of the same quality, which they are not. For the nuclei of the leucocytes the toluidine stain is entirely unsuitable, as it does not differentiate the various nuclear granulations but stains them all alike.

At times the granosphere, instead of being starlike and consisting of very minute grains of indefinable form, appears to have fallen to pieces, so to say, consisting of a smaller number of larger globular granules, irregularly scattered about, and not close enough together to form a solid sphere, or zone. The microcentrum, which is generally round in outline, is at other times starlike, irregular, or even broken up into several smaller areas, one adjoining the other as in fig. 18b, which is a toluidine stain. No distinct centrosomes are visible in the leucocyte, as indeed is generally the case with toluidine stains; but there are some shaded portions on the archoplasm which must be considered as corresponding to the somosphere, and which may or may not contain unstained centrosomes.

As regards the granulation of the cytoplasm, we can nearly always, in successful preparations, distinguish three distinct kinds besides that of the granosphere. The achromatic granule is strongly refractive and pure white, generally but not always globular, or aggregated into larger globules, around which the two other granulations are sparsely scattered as irregularly formed grains of various sizes. Some of them stain deep blue, while others have a reddish tint, fainter and more bluish than the grains of the granosphere. It appears as if the achromatic granula were of a much greater consistency than the two chromatic ones, as they assume the shape of regularly rounded granules, while the colored grains surrounding them appear compressed or stretched out, accommodating themselves to the greater consistency of the achromatic granule. This refers to the toluidine stain preparations.

*Smaller Mononuclear Leucocytes.*—These occur in varying numbers, according to the state of the blood. The nucleus is very large, round, and compact, while the cytoplasmic part is very small, being reduced to a narrow margin. Frequently this cytoplasmic part stains as if it contained hæmoglobin, and this makes me doubtful as to whether these bodies are really leucocytes. Fig. 20 represents one of them. The cytoplasm generally stains much lighter than is figured, but now and then we find a corpuscle intensely stained, as is this one.

*Leucocytes with Eosinophile Granulation.*—These are always scarce and vary greatly in size. They show cytoplasm frequently rayed as that of the true leucocytes, but the staining of the parts is reversed. The granulation stains deeply, while the rays, probably corresponding to the granosphere, remain pale as in fig. 13. The centrosomes stand out plainly, but the inner spheres do not differentiate. Figs. 19 and 20 represent two of these cells of different sizes. There are some that are yet larger, and these stain less. The smaller the cell the darker it stains.

*Leucocytes of Various Kinds in Dissolution.*—The cytoplasm and the nucleus appear to disintegrate together. In many



instances I have seen the inner spheres around the centrosomes stand out sharply, while the nucleus and other parts of the cytoplasm were in the last stages of disintegration; but I have never seen such a separation of the centrosomes and centrosomal spheres as takes place in the fusiform elements, and, judging from my observations, the microcentrum of the leucocyte does not survive. It is undoubtedly less differentiated and organized than that of the erythrocyte.

*Plasmocytes.*—I apply this name to a hitherto undescribed element in the blood, first observed by me in the blood of *Batrachoseps*, and later also in some other batrachians and reptiles, as well as in that of man. These new elements are much smaller than the average erythrocytes, if, indeed, an average can be struck for a corpuscle with such extreme and irregular variations as the erythrocytes in the blood of *Batrachoseps*. The plasmocytes are only slightly larger than the smallest erythrocytes of the *Batrachoseps* blood, and similarly, only a little larger than the red blood cells of the human blood; but even the plasmocytes vary considerably, and some are found which are smaller than the human red blood cells. They are generally chiefly characterized by the absence of a cell membrane, and out of about a thousand plasmocytes only six showed a rounded outline and what I considered a cell membrane. The general form is that of a round or oblong star-shaped body, with more or less frayed or amœboid projections of the outer layer, while the interior is arranged in varying concentric zones. They occur in large numbers, are more numerous than the fusiform elements, and much more numerous than the nucleated red cells. The object of this paper is to establish the identity of these plasmocytes; to trace their origin; to follow their development; and to demonstrate and prove that they are composed of the centrosomes and archoplasm (with part of the cytoplasm) of the nucleated erythrocytes, having disengaged themselves from the degenerating and dissolving parts of the fusiform corpuscles, surviving in the blood serum as free and independent elements capable of growth through assimilation of food, and taking their place as blood

elements, equal in importance to the erythrocytes and leucocytes.

#### V. THE FUSIFORM ELEMENTS.

I believe that A. B. MacCallum was the first one to determine satisfactorily that the fusiform elements, or corpuscles, in the blood of batrachians (*Necturus*) derive their origin directly from the red blood corpuscles; that they constitute, in fact, what remains of the nucleated erythrocyte after the cell wall, hæmoglobin, and possibly part of the cytoplasm, have been destroyed or separated. As regards the blood of *Batrachoseps*, this origin of the fusiform corpuscle is so apparent that few if any comments are necessary. On my slides I have frequently found nucleated cells that have been injured by pressure, or in which, for some other cause, the cytoplasmic membrane had been ruptured, thus allowing all of the hæmoglobin to escape. Such corpuscles showed the faintly staining cell membrane, with here and there tiny specks of cytoplasm around the edges; but the nucleus with surrounding cytoplasm was always stained, and in other ways exactly resembled the free fusiform corpuscles. In the yet enclosed fusiform corpuscles I frequently found the same spheres, and the same structure generally, as is seen in the free fusiform elements, with the exception that the nucleus was properly preserved, while that of the latter corpuscle was always in decay; but even in perfect and nucleated erythrocytes, stained with metanil yellow and thionin, I found now and then the cytoplasmic layers brought out in exactly the same way as in the fusiform corpuscles, which leaves no doubt as to the correctness of MacCallum's observations. A further proof is that if a drop of *Batrachoseps* blood be mixed with a drop of 0.6 salt solution and observed in a moist chamber, we will soon find that the erythrocyte loses its hæmoglobin, the cell membrane collapses, and the nucleus with adhering cytoplasm is set free. These remains of the erythrocytes closely resemble the fusiform corpuscles, or at least some of them, as it is evident that

among the latter we meet with all stages of development and dissolution; development as regards the cytoplasm, dissolution as regards the nucleus.

A fusiform corpuscle of the blood of *Batrachoseps*, if stained with toluidine, pure and simple, presents the following structure: A large central nucleus of rather irregular, oblong form, the two longer sides being always convex, while the two short sides are generally flat, or even concave, each one furnished with a dell. The nucleus itself requires little description, as it is always in a state of rapid dissolution. We find nuclei in all the various stages, some showing a distinct network with fairly well defined chromosomes, others again with only a diffuse mass of ill defined granules. In all the figures given I have, therefore, in no way endeavored to reproduce a copy of the nuclear structure, but only to show its general form and appearance, the minute details being entirely unimportant.

What attracts us the most in the fusiform corpuscle is the cytoplasmic element which adheres to the nucleus, principally at one, but frequently at both of the poles, sometimes, also, as a very thin coating on its long sides. Not only is this cytoplasmic coat thicker at the poles than on the long sides, but the structure of the polar parts is entirely different from that which adheres to the long sides. These sides are covered by a very thin layer of faintly staining cytoplasm. In some corpuscles this layer can be observed without difficulty all around the nucleus, while in others it becomes, at the middle of the long sides, so thin that it is hardly to be observed, and in some instances probably it is entirely absent. The latter appears to be the rule rather than the exception. More rarely this layer is sufficiently thick to allow us to define it in two separate layers of about equal thickness, as, for instance, seen in figs. 21 and 27; but at the poles, or at least at one of the poles, this cytoplasm is greatly increased in size, showing that it consists of a number of distinctly staining and differentiating zones or spheres. The toluidine has a marked and distinct affinity for this part of the corpuscle, and stains it in a way

that no other stain does. This differentiation is nearly always the same, and we may readily recognize each zone by the coloring alone. Thus it will be seen that while the long sides of the nucleus are covered with two of these cytoplasmic zones or spheres, the poles contain six distinct zones, the two outer being the only ones which continue all around the corpuscle. The polar accumulations must, therefore, be considered as something entirely separate from the balance of the cytoplasm; they, in fact, give rise to the plasmocytes, and may, therefore, appropriately be called plasmocytoblasts, or for the sake of brevity, plasmoblasts.

## VI. THE PLASMOCYTOBLASTS.

In a general way it may be said that plasmocytoblasts are found at each one of the poles of a fusiform corpuscle; that they stain much darker in the center or at the base, the apex and outside margin being much lighter. Thus with the toluidine stain the margin is always pale blue, while the central or basal part is more violet. At the very base or in the center are generally seen one or more dark dots which are readily identified with the centrosomes of other cells. Instead of remaining in the non-nucleated parts of the erythrocyte when the nucleus is ejected, as is supposed by Heidenhain to be the case in the erythrocyte of the rat, they continue to remain attached to the cytoplasmic envelope of the nucleus, only later on to separate from it.

As might be expected, we meet with some variation in the form, size, and staining properties of these respective zones, but in the main they are very constant and can nearly always be recognized at once. There are two differently appearing kinds of plasmocytoblasts, but between them are numerous gradations showing that the two extremes correspond, one to a stage that is dormant, the other to one that is highly active. In the former, the dark staining part with the centrosomes is situated at the base, close to the nucleus, while in the latter, the dark staining part

appears to be in the center of the plasmocytoblast. In the former, the different cytoplasmic layers superpose each other like a series of hollow cones placed one on the top of the other on a level plane, with the centrosomes almost resting on this plane. In the other, or spherical form of plasmocytoblasts, the cytoplasmic layers surround each other as the hulls of seeds. There is here no broad base, but a number of concentric layers of different density, color, and structure. In a general way these zones correspond to the ectoplasm and to the microcentrum (somosphere with centrosomes) of some investigators, but as great confusion exists as to names I have considered it best to name each zone or sphere separately, as follows, counting from the exterior to the interior, or from the top to the base:—

A. CYTOSOME, or cytosomal spheres, ectoplasmatic spheres; spheres not part of the nucleus and archoplasm—

1. Plasmosphere.
2. Hyalosphere.
3. Granosphere.

B. ARCHOSOME, microcentrum, archoplasmic spheres, archoplasm with centrosomes; spheres not part of the nucleus or cytosome—

4. Centrosphere.
5. Somosphere.
6. Centrosome.

As will be seen, and as I expect to demonstrate in the following pages, the three outer spheres are purely cytoplasmic spheres, parts of the cell proper, for which, as a whole, I propose to retain the name cytosome, in juxtaposition to the caryosome, or nucleus, or to the three inner spheres, for which, as being of an entirely different nature, I propose the name *archosome*. This latter corresponds, at least in part, to Heidenhain's microcentrum, and to the archoplasm with centrosomes of some investigators.

The two following diagrams will illustrate this better. The first one gives the shape of the conelike plasmocyto-

blast, while the other one, which really is that of a plasmocyte, will give a fair idea of the spherical form of plasmocytoblasts.

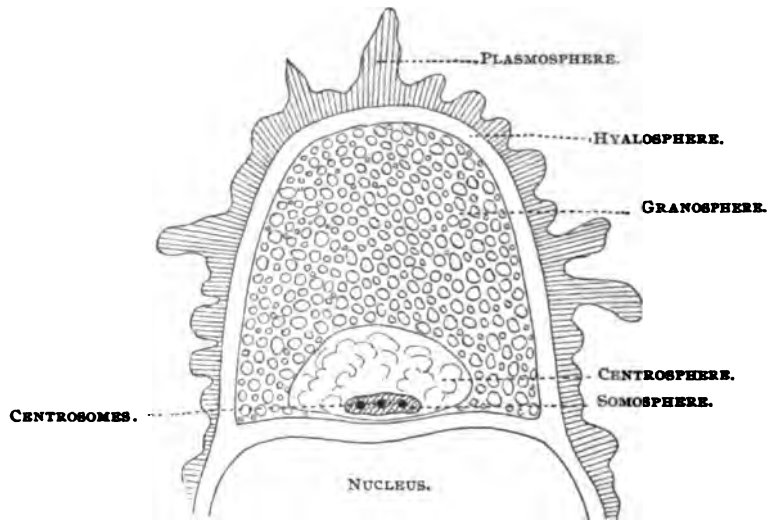


DIAGRAM 1. Plasmocytoblast at the pole of a fusiform corpuscle from the blood of a *Batrachoseps attenuatus*.

In this diagram the nucleus is represented as being below the base line, but is not further sketched out, its position only being of interest. Immediately above it is the hyalosphere, while on the sides of the nucleus extends the plasmosphere. Above the hyalosphere, at the base of the cone, is seen the somosphere containing the centrosomes; surrounding it is the centrosphere, and above it is the large dotted granosphere. The latter is surrounded by the hyalosphere and by the most exterior of all the spheres, the plasmosphere, showing fringed or amoeboid projections.

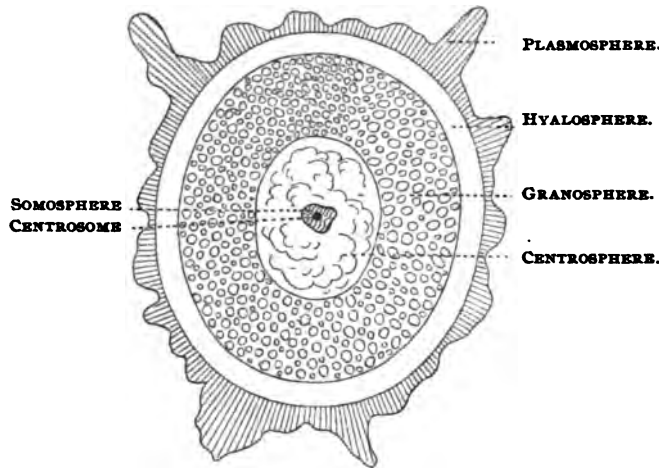


DIAGRAM 2. Plasmocyte from the blood of *Batrachoseps attenuatus*.

In this diagram the spheres have the same value as in the former, the only difference being that they have assumed a spherical form. This is a diagram of such a plasmocyto-blast as that represented by figs. 25*a*, 39, etc., while diagram 1 represents such a plasmocyto-blast as is seen in fig. 21.

Before I enter into a more minute description of the respective spheres, a few words about their general appearance may facilitate our understanding of them. In general the effect of the toluidine stain is as follows: The plasmosphere stains faintly blue, with darker blue blotches along the outer margin; the hyalosphere remains nearly always pure white, only staining faintly red with eosin, while with rubin it seldom differentiates; the centrosphere appears strongly granulated and stains deeply violet; the centrosphere stains pale blue or deep violet with toluidine, with eosin it stains deep pink; the somosphere stains generally dark, with darker centrosomes. The exceptions to this general rule will be noted further on. Fig. 21 represents a fusiform corpuscle in which the conelike plasmocyto-blast is especially prominent at the upper pole, while at the lower pole it is much smaller, and probably



wanting the microcentrum, in which case it cannot of course lay claim to the name of plasmocytoblast. In the upper one we have no difficulty in recognizing the outer plasmosphere with its fringed margin. The transparent hyalosphere comes next to it, almost or entirely unstained. The granosphere, which is very large, is stained violet, while the centrosphere is stained even deeper, rather an exception to the rule. Lowest down at the base are seen the somospheres, containing several dark spots, or centrosomes.

The other type of plasmocytoblast, represented by diagram 2, is the one that is seen in figs. 32*b*, etc. We find that the centrosphere with its enclosures has traveled away from the nucleus and the base of the cone towards its apex, much more so at *b* than at *a*. In fig. 35 we find that at the pole *b* the spheres are arranged according to the conelike type, while at the pole *a* the spheres have assumed the final spherical shape, the granosphere surrounding the archosome about equally on all sides. The variation between these two extreme types of plasmocytoblasts is such that we seldom find two which are exactly alike, still, the similarity is sufficiently great to allow us without difficulty to recognize each respective zone. We will now consider these spheres more in detail, beginning with the outer one, or plasmosphere.

## VII. CYTOSOME.

*The Plasmosphere.*—This, the most exterior sphere of cytoplasm, is especially developed at the poles, where its tendency to assume amœboid projections is very noticeable. MacCallum and Griesbach have previously described the poles of the fusiform corpuscles as being frayed. The increased size of the plasmosphere at the poles may be seen in figs. 32, 33, 34, 35, etc. The plasmosphere may be much larger at one pole of the fusiform corpuscle than at the other, and this inequality in size is also correspondingly shared by the other spheres. In other words, the spheres

increase in size together, and in such a way that the largest plasmocytoblasts are always those which inclose centrosomes and centrospheres. The plasmosphere appears fringed, partly from actually being so, partly, also, on account of a row of dots of dark-staining cytoplasm arranged along the edge. These dots never occur in a continuous line, but run in a zigzag way near the edge. The arrangement of these fringed or plasma-projections is like that of the radii in a circle or the rays of a star. The plasmosphere sometimes gives the impression of being at rest, as represented by figs. 21, 27, 34, and others. At other times it appears to have become fixed while in amœboid activity, as seen in figs. 25*a*, 29*a*, 32*b*, 33*b*, etc. While MacCallum noted the frayed appearance of the plasmosphere and figured it, his method of staining could not bring out any of the details of differentiation, though some of his figures slightly indicate that he had observed some structures corresponding to the inner spheres.

I have already pointed out that in a few plasmocytes I observed a membrane surrounding the plasmosphere, causing the corpuscle to look very much like a real cell. In the plasmocytoblast no such membrane has ever been observed, as all possess a more or less fringed plasmosphere. While in the resting stage the plasmosphere presents an outline of rounded protuberances, which may be either very small and even, as in fig. 21, or they may be large and unequal in size, as in fig. 27. When properly stained the cytoplasmic accumulation at the edges is always prominent, and we find it either in the shape of more or less regular globules, or as wedges tapering towards the hyalosphere. The toluidine is the only stain which brings out this cytoplasmic arrangement, and even a counter stain will prevent them from being observed. These small cytoplasmic masses seldom extend beyond the sharp line of the hyalosphere, and only once did I find them so irregularly scattered that the hyalosphere was obscured, as in fig. 38*b*.

The question arises as to whether the fringed appearance depends upon amœboid movements or not. As I will return

later to this subject, I will only state here that at times it certainly does. When the fusiform corpuscle is finally ejected from the erythrocyte, the cytoplasm is undoubtedly torn from the cell membrane, causing it to assume a star-like appearance, with irregular rays; but later on these rays show forms which can only be explained as the result of amœboid movements of the plasmosphere. I ascribe amœboid movements to all the spheres except the hyalosphere, which appears always dormant as far as regards change of form.

*Hyalosphere.*—This sphere extends like an even, narrow, and transparent ring all around the plasmocytoblast. On the three outer sides it is bordered by the plasmosphere, while on the side towards the nucleus it rests against this body. I believe that as a rule the hyalosphere is always found interior to the plasmosphere, though in some instances I have not been able to observe it. In fig. 27, for instance, the hyalosphere is seen below the plasmosphere all around the nucleus, and probably these two spheres always occur together. The hyalosphere appears structureless and hyaline, and is hardly stainable with toluidine. It is always highly refractive. Only by a double stain of eosin and methyl blue "O" has it been possible for me to show with certainty that the hyalosphere is a distinct sphere and not simply a thinner continuation of the plasmosphere. The eosin stains the hyalosphere pink, while the plasmosphere remains bluish. A characteristic of the hyalosphere is that it is of even size all around, like a transparent highly refractive ring, and that it shows no indication of changing its form by amœboid movements. Until the hyalosphere has closed around the forming plasmocyte, this latter, or its counterpart in the plasmocytoblast, can only be considered as a fragment of the cell, not yet having resumed that definite form which would characterize a finished or fully developed corpuscle.

*The Granosphere.*—This sphere is the most prominently noticeable of the various zones which compose the plasmocytoblasts, especially on account of its darker color, but also by its size. When small the shape is always that

of a narrow crescent, as in figs. 21*b* and 32*b*; when larger it becomes conelike, and as it recedes from the nucleus it assumes a spherical form (fig. 25*a*, etc.). As the plasmocytoblast grows and tends to separate from the nucleus, it carries with it either the whole of the granosphere, as in figs. 25*a* and 38*b*, or it leaves behind a narrow crescent of granosphere close to the nucleus, as, for instance, seen in figs. 32*b*, 39, etc. The part that moves away always contains the centrosomes or inner spheres, while the part that is left behind appears homogenous throughout, without trace of a microcentrum, except in case the microcentrum has divided, when a later emigration of a plasmocyte may take place.

While the granosphere generally stains much darker, violet dark in contrast to other spheres which stain blue, this is not always the case, and for some reason or other the staining is inverted even on the same slide. In figs. 27 and 33 the tint it has taken is deep blue and the only differentiation is in regard to the intensity of the stain. Figs. 21, 24, 29, 32, 34, and 35 contain normally stained granospheres, while figs. 27, 31, and 33 show a granosphere in which we find no trace of the red. This is to a great extent due to the time allowed the toluidine to stain. When too long the differentiation becomes less apparent, as the blue will quickly drive away the pink and violet. An immersion in the toluidine for three minutes will generally give the best differentiation, and even five minutes exposure is generally sufficient to destroy the differential effects.

The granosphere is also distinguished by its granulated protoplasm which is always quite prominent. This granulation is not even, but irregular, both as regards the size of the granules and their distribution. The periphery of the granosphere is nearly always rather even, pressing as it does against the hyalosphere. The contrast between these two spheres is sharp and striking, as in fig. 21. In size the granosphere is variable. Frequently it is very large, as in figs. 21*a*, 22, 35, etc.; at other times it is much smaller, like a thin crescent, as in fig. 23. It frequently happens

that at one pole of the fusiform corpuscle the granosphere is very large, while at the other it is small or even wanting. This I think depends upon two things: either upon the stage of development of the plasmocytoblast, or upon the absence of or defect in the centrosomes or centrosphere. Granospheres which contain no archosome do not appear to increase in size, nor do they separate from the vicinity of the nucleus and become independent. While the plasmosphere and hyalosphere often extend all around the nucleus, forming the outer lining of the fusiform corpuscle, the granosphere is always confined to the poles, as seen in figs. 21, 33, etc. Here it exerts a pressure on the nucleus, as it is this sphere which causes the dell in the nucleus, generally found at the poles. Between the granosphere and the nucleus there is always a thin rim of hyalosphere, but as this rim is even all around the nucleus it must be the granosphere which is the direct cause of the dell. Further on I will refer to this again, and then show that it is the granulated sphere which in other genera of cells also causes a similar dell. The density of protoplasm or the greater tension in the granosphere, which causes this dell, probably could not act in the absence of a cell wall, except for the apparent elasticity and strength of the hyalosphere which prevents the granosphere from escaping. The granosphere is more or less sharply defined from the inner centrosphere. The three outer spheres—plasmosphere, hyalosphere, and granosphere—undoubtedly correspond to the ectoplasm of Heidenhain, a reference to which will be made further on. While I have here referred to the granosphere as being the direct cause of the dells in the nucleus, it is probable that the indirect cause of the dells is the archosome.

The phenomena of phagocytosis will be referred to in another place. Here I will state only that they are frequently observed in the plasmocytoblasts as well as in the plasmoctes, though principally in the latter. Both of these bodies very often inclose parts of or whole red blood cells, which they are apparently in the act of digesting. Such inclosures are always found in the granosphere, from which it may be

concluded that this sphere possesses digestive properties and can be considered as the digestive organ of the cell and of the plasmocyte.

#### VIII. ARCHOSOME.

*The Centrosphere.*—We will now consider a part which I think must be held analogous to the archoplasm of some investigators—the spheres surrounding the centrosomes. The centrosphere is nearly always well defined, and sometimes even separated from the granosphere by a thin but distinct unstained border. The position of this sphere in the granosphere is variable; it may be situated at the base of the cone, or it may be found in the center of the granosphere, or near one of its borders. The outline of the centrosphere is generally smooth and regular; it may be slightly uneven or cloudlike, but is nearly always very distinct, and I believe it is always present. If we consider the staining quality of this sphere we find that with toluidine it generally stains lighter than the granosphere and that it shows much less granulation. But this staining is not always constant; in fig. 35 the centrosphere at *a* is darker and star-shaped, while at *b* it is darker and conelike. In fig. 34 the centrospheres at the respective poles are stained lighter than the granosphere. This is also the case in fig. 23.

There may be from one to four centrospheres in one plasmocytoblast; when more than one is found it is evident that they constitute fragments of the original centrosphere, each fragment having assumed a more or less spherical form, and each one carrying along with it a separate granosphere, the latter also being a fragment of the original granosphere. Thus in fig. 32 we see a single centrosphere at each pole, each surrounded by an envelope of granosphere. In fig. 35*a* the centrosphere is in a state of division, while at 35*b* no activity is apparent. In fig. 36, from a fusiform corpuscle stained with Ehrlich-Biondi, we find three centrospheres at each pole, the lower pole at *b*

having spread out to such an extent as to enclose one half of the nucleus. In fig. 28 we see a plasmocytoblast with three centrospheres in different stages of development, one of which, having separated itself almost completely from the vicinity of the nucleus, and carrying with it an envelope of granosphere and centrosomes, is apparently ready to form an independent plasmocyte. In the plasmocytes the centrosphere frequently assumes a large size and becomes more differentiated, evidently a direct effect of development and growth. In fig. 49, which represents a free plasmocyte, the centrosphere is beautifully differentiated, having assumed a deep pink eosin stain. In fig. 38a the centrosphere is very large and rounded, pale blue, and surrounded by a narrow rim of granosphere. The centrosphere frequently assumes a star-shaped or irregular form, which indicates that it possesses independent amœboid movements.

*Somosphere and Centrosomes.*—The innermost of the spheres, which incloses one or more centrosomes, I have named *somosphere*. I have not, however, been able in every instance to demonstrate the presence of this sphere; but in many, perhaps in the majority of corpuscles observed, this sphere is distinct from the centrosomes. The dark granules, or centrosomes, accepting this name as Heidenhain understands it, are nearly always surrounded by this special sphere, which generally stains darker than the centrosphere, but sometimes also appears much lighter. It varies much in size and form, but is less regular than any of the other spheres, and undoubtedly possesses amœboid activity. In fig. 21 the somosphere is well marked, and in its center are distinctly seen the darker granules, or centrosomes. It would be incorrect to state that the centrosphere always encloses the somosphere, because frequently the latter is seen to lie at one edge of the centrosphere, as represented in fig. 34a; or it may be even entirely separate from it, though this may be caused by accidental pressure. If we compare figs. 22 and 23, we find that in the former the somosphere is very small, a faint tint, so to say, surrounding the granular centrosomes. In fig. 23, again, the somosphere is much larger



and lies prominently in the white centrosphere, while on the other hand it encloses two small, separated centrosomes. In fig. 38*b* the somosphere appears to be absent, the centrosomes standing out free in the centrosphere. In fig. 49, which is in many respects a very instructive one, the somosphere is stained dark blue and starlike in form, inclosing some centrosomes of rather uncertain shape. In the early plasmocytoblast the centrosomes always lie very close together, and can only with difficulty be segregated; but as the spheres grow the centrosomes separate, each carrying with it some part of one of the inner spheres. I have never found more than four centrosomes together in one plasmocytoblast, and generally their number does not exceed three. In the plasmocytoblasts the somosphere and centrosomes are too small to be readily studied, the larger plasmocytes offering much better facilities in this respect.

The relationship of the three inner spheres—those of the microcentrum—is not by far cleared up, but it seems that the somosphere and centrosomes are much more intimately connected than the centrosphere and the somosphere.

#### IX. DIFFERENT KINDS OF PROTOPLASM.

The distinct differentiation possessed by the various zones naturally indicates that the protoplasm composing them consists of at least as many different kinds as there are zones. The word cytoplasm, as referable to all protoplasm contained in the cell outside of the nucleus, would thus not express and define the various kinds of protoplasm found in the inner spheres. If we, for convenience sake and with reason of a physiological difference, speak of cytoplasm as distinct from caryoplasm, we can, with equal propriety and for greater distinctness, refer to the protoplasm of the archosome as being distinct from that of the cell and the nucleus. That the spheres of the archosome must be considered as quite distinct from those of the cell and the nucleus is quite evident from what I have mentioned above, and, moreover, they must be considered as a whole

by themselves. This unity must ultimately be ascribed to difference in structure, quality, and organization of the protoplasm, entitling it to be considered separately. For the protoplasm of the microcentral spheres I therefore propose the word *archosomoplasm*, giving it equal value and importance with the cytoplasm of the cell and of the caryoplasm of the nucleus. While we may use these words for convenience sake, we may neither imply that the archosomoplasm, caryoplasm, and cytoplasm are not further separable into distinct kinds, nor that parts of cytoplasm, for instance, may not at times be found mixed with caryoplasm. How many distinct kinds of caryoplasm and archosomoplasm there really are will probably not soon be definitely decided, but I think we can safely argue that every part of protoplasm which differentiates in staining constitutes a kind of its own, differing in quality and function from the rest. That the centrosphere and somosphere do not always differentiate in the same manner does not prove that they are not always equally distinct from each other. Too long exposure to the stain will always destroy the differentiation, while at times permeation with food granules and liquids will greatly lessen or affect their susceptibility.

#### X. DEVELOPMENT OF THE PLASMOCYTOBLAST INTO PLASMOCYTES.

I have already pointed out that by arranging and comparing a series of drawings of plasmocytoblasts it soon becomes evident that they are respectively in different stages of development; not only are some of them much larger than others, but the larger ones show a differentiation not found in the others. If we study such of the figures as 28, 33*b*, 37, etc., we observe that the inner spheres have divided, a division apparently caused by a separation of the centrosomes, which latter have carried with them, each one separately, an envelope of one or two spheres. Thus in fig. 35*a* the white somosphere is dividing and in each division is found a centrosome; in fig. 33 each

somosphere has carried with it an envelope of centrosphere; while in figs. 28 and 36 each centrosphere is fully separated from the other. In fig. 28 a further stage has been reached, as here each centrosphere is surrounded by an envelope of granosphere. At a yet more advanced stage this granosphere is surrounded by an envelope of hyalosphere and plasmosphere, as seen in figs. 37, 38, and 39. The next stage consists in an entire separation of the new spherical body from the plasmocytoblast. In other words the plasmocytoblast has divided into two or more distinct bodies which have gradually freed themselves from all connection with the nucleus, or rather from the thin layers of cytoplasm yet adhering to the nucleus; the nucleus has continued to disintegrate, while new plasmocytes have steadily developed until they have become free and independent elements of the blood. That these new bodies, or blood elements, are something entirely distinct from mere fragments of the cytoplasm is evident from several observable facts. The plasmocytes increase in size, which again shows an independent growth undoubtedly caused by the taking up of nourishment; they have also moved away from the vicinity of the nucleus, showing independent movement; and finally, they have changed their form from a mere fragment to a finished, symmetrical body. The various spheres or envelopes of the new plasmocyte do not show any great irregularity, but instead exhibit a surprising regularity, especially as regards the two exterior spheres, the closing up of which forms the last step in the formation of the plasmocyte. Figs. 28*a*, 32*b*, 37, 38*a*, 38*b*, 39, etc., represent plasmocytoblasts in the last stages of development, the plasmocytes being almost perfected and ready to separate. In 37 the plasmocyte is entirely formed, while in 38*a* and 39 it is yet connected with the old fusiform element by a narrow shaft of plasmosphere.

#### XI. THE PLASMOCYTES.

*General Remarks.*—In the foregoing I have endeavored to show how the archosomes, or microcentra, of the plas-

mocytoblasts, have gradually receded from the immediate vicinity of the nucleus; how they have clothed themselves with envelopes of the outer cytoplasmic layers, or spheres; and finally, how they have entirely separated themselves from the fusiform corpuscles, henceforth existing as plasmocytes in the blood serum. These new elements possess properties which must characterize them as independent corpuscles. These properties have already been referred to as follows: Assimilation of food through phagocytosis, or through the blood serum; exhibition of independent movements which have enabled them to separate from their connection with the fusiform corpuscle and to live an independent life in the blood serum; and further, they have, from the beginning, been something else than mere fragments, each one being surrounded by ringlike spheres or zones of differentiated protoplasm, one exterior to the other, an organization which is not found in fragments.

The plasmocyte is thus characterized by the possession of form; interior and symmetrical organization; independent movement, both as a whole and as regards the separate spheres of the microcentrum; and growth by means of phagocytosis, which includes the process of digestion in the granosphere and in the somosphere.

All these properties also characterize a cell; but the plasmocytes are not cells; they lack, in fact, two most essential characteristics of a perfect cell: they possess no nucleus, and are not generally surrounded by a cell membrane.

*Homology of the Plasmocytes and the Plasmocytoblasts.*—I have carefully examined about one thousand plasmocytes, more or less, under very many stains, and find that while they vary, they do so only within certain limits, and with the exception of a dozen all told they present the same general structure. Comparing them with the plasmocytoblasts in various stages of development, we find that the plasmocyte possesses every characteristic found in the advanced plasmocytoblast, while it does not possess a single characteristic which is not also found in some plas-

mocytoblasts, viz.: those which are ready to separate themselves from the fusiform corpuscles. Whether stained one way or the other, I find that the respective spheres behave in the same way, and that those of the plasmocyte are almost exact copies of those of the plasmocytoblast. From the youngest plasmocytoblast to the oldest plasmocyte it is not difficult to arrange a perfect series of forms showing a gradual gradation of one into another. An examination of figs. 40 to 84 will demonstrate this better.

*Different Kinds of Plasmocytes.*—While all plasmocytes possess a number of characters in common, they still differ in some degree, sufficiently to be worthy of description. For convenience sake we can segregate them into groups, according as we find in them one, two, three, or possibly four separated spheres, side by side, each containing one or more centrosomes; but between these different types there are gradations showing the variations to be of minor importance. As representative of one of these types I will refer to figs. 40, 44, 47, 49, 55, 60, etc., taken at random. The common character of these six corpuscles is that of the centrosome or centrosomes being surrounded by an envelope consisting of all the various spheres described above, concentrically arranged. In another type of plasmocyte we find that the common envelope contains only two of the spheres, the plasmosphere and the hyalosphere, while there are two or three separate archosomes, each of which has its own separate envelope of granosphere. Such plasmocytes are figured in 68, 69, 70, 71, and 72. Thus the division in the plasmocytoblast has in these not extended to the two other spheres. We have here simply an original plasmocytoblast separated from the nucleus of the fusiform corpuscle and closed up by the two outer spheres before the archosomes separated themselves sufficiently for each one to become the center of a plasmocyte. Still another type is represented by figs. 61, 63, 65, 66, 79, etc., in which we find that the division has not even extended to the granosphere. In these the granosphere is continuous in the same way as the two outer spheres, only the archo-

somes are found separated. Among these types we find those in which one centrosphere encloses one single somosphere and one centrosome, while the other centrosphere encloses two distinct centrosomes, as represented in fig. 61; or we find that one centrosphere encloses one centrosome, and that the other centrosphere contains three centrosomes as in fig. 65; or the division may be more perfect, and we find three distinct centrospheres, each one with a centrosome. In a word, a very great number of combinations may exist, each to be considered as the stage in which the plasmocyte was freed. Whether a further division of the archosome could take place in such a way that each centrosome would form the center of a plasmocyte is doubtful, and I must leave this question undecided.

*The Spheres of the Plasmocytes.*—As the spheres of the plasmocytes resemble those of the plasmocytoblast so very closely, only a few remarks will suffice to point out the more apparent characteristics.

The projections of the plasmosphere vary considerably, and I have frequently observed a striking symmetry in their position, in that they occur principally at the poles, thus giving the plasmocyte the appearance of a star, or of a starlike spindle (figs. 46, 73, 74, 51, etc.)

The hyalosphere is nearly always distinct, narrow, even, and pellucid, giving the impression of being solid, as the other spheres rarely encroach on it. It never becomes coarsely granulated, and if stained with Ehrlich-Biondi it differentiates poorly, while with eosin it sometimes stains faintly pink. I have, however, under favorable conditions observed in this sphere a very fine, regular granulation, consisting of even, rounded globules of exceedingly small size, colorless, and of great transparency.

The granosphere is, of course, the most prominent of the spheres as regards color, granulation, and size, though all of these vary within certain limits. It is this sphere which takes up foreign substances and digests them, thus exhibiting phagocytosis (fig. 79). In it we find granules of various sizes, staining more or less intensely. Sometimes the grano-

sphere is very large, as in figs. 40, 49, 58*a*, 73, and 77; at other times it is narrow but equally distinct, as in figs. 47 and 60. The darkest granules are either accumulated at the margin near the hyalosphere or near the centrosphere, as seen in figs. 53 and 58*a*, or they are concentrically distributed as in fig. 55.

That the centrosphere is entirely distinct from the granosphere is shown by its different staining quality, by its less pronounced granulation, and by the frequently very sharp margin which separates the two spheres. Thus in fig. 49 we see the centrosphere stained pink, while the granosphere is dark blue. The above figure is from an eosin-methyl blue preparation. In fig. 58*a* the centrosphere is pale blue and the granosphere is dark blue. The somosphere is here very pale and unstained, while the centrosomes are very sharply defined. The centrosphere, more than any other sphere, exhibits amœboid movements, as seen in figs. 82, 83, etc. In order not to repeat I will leave the detailed description of the various figures to be given at the end of the paper.

The innermost enclosures of the archosome, the somosphere, and the centrosomes, may best be considered together, as they undoubtedly are very closely related and are apparently dependent on each other. Sometimes the centrosomes are not distinct, while at other times the somosphere cannot be distinguished. Again, at times, the distinction is prominent, as for instance in fig. 49, where the somosphere has assumed a deep blue, while the centrosomes of both remain dark; or, in fig. 65, where the somosphere is lighter blue; but this absence of either the centrosomes or somosphere is, I think, only apparent, being due to imperfect staining, caused by either too long or too short exposure to the stain. In all successfully stained slides the somosphere and centrosomes are never absent. I have frequently observed that the somosphere and centrosomes do not always lie in the center of the centrosphere, as in fig. 65, but at one side, as in fig. 69, or even outside of it, as in fig. 73. When there are three centrosomes pres-

ent they form a triangle (figs. 52, 58a) with a position relative to each other very much like that of the centrosomes of the lymphocytes, according to the diagrams of Heidenhain (see his "Neue Untersuchungen," figs. 3, 25, etc.), or they may simply lie in a half circle, as in figs. 52 and 65. In one plasmocyte I found four centrosomes lying in a square (fig. 60), connected by a film of somosphere. In others the arrangement was less regular and the centrosomes were placed at different depths, one above the other. At no time have I observed more than four centrosomes in the same microcentrum. The somosphere is either diffuse, spherical, crescent-shaped or ringlike. The diffuse and spherical somospheres are always homogenous or very finely granulated, while the crescent-shaped or ringlike somosphere is seen to more or less perfectly enclose one or more highly refractive yellowish bodies. When the somosphere is ringlike it is always found to be wider at one point from which it tapers in both directions towards the opposite sides. In the thickened and crescent-shaped part are found the minute centrosomes. When more than one is present they are always found close together and frequently so approximated that only the most delicate manipulation of the light will show them to be separate from each other and from the somosphere.

Between the crescent-shaped and the ringlike somosphere there are numerous intermediate links, the extreme forms being of equal frequency. These forms are undoubtedly due to the enclosures mentioned above. These are of a rather solid nature, and being always round they cause the somosphere to assume the shape of a crescent or ring; the former if the sphere is small and cannot compass the globule; the latter if it is larger and can extend all around it. That these globules constitute a food supply, perhaps derived from the granosphere, will presently be mentioned. (See figs. 81, 83, 88.) In corroboration of this is the fact that when the somosphere is crescent or ring-shaped the centrosomes appear in greater activity, actually in the process of budding (fig. 83). By budding I do not necessarily im-



ply that new centrosomes are budded off from the mother centrosome, though this might be the case; but it may be assumed that this budding is only a part of an amœboid process, an expansion which may later on be succeeded by a corresponding contraction.

The budding of centrosomes has already been observed and described by M. Heidenhain in his "Neue Untersuchungen," and he ascribes it to a process of centrosomal division or multiplication. That such a multiplication of the centrosomes in the plasmocyte takes place is almost certain, but whether it ultimately leads to a division of the plasmocyte remains yet to be demonstrated.

The final effort of the centrosomes and somosphere is probably to separate themselves in such a way that each centrosome, with its surrounding somospheres, forms the center of an archosome and a plasmocyte; but I think that this division goes on principally while the microcentrum is yet enclosed in the plasmocytoblast. After the plasmocyte has once formed, division into two or more plasmocytes may take place, though I have only very rarely found any indication that this is the case. The impossibility of studying the plasmocyte without proper staining and fixing makes the determining of this most important question most difficult. In fixed specimens on slides I have now and then found plasmocytes which appear to be in amitotic division, but until special study has been given it this point cannot be decided.

*Food Supply in the Somosphere.*—Now and then I have observed highly refractive globules in the somosphere, which must either be parts of the somosphere, of secreted, or of foreign matter. These globules may be two or three in number, although usually there is but one. They are always dull yellowish, but strongly refractive, rounded or irregular, with sharp outlines. They are not by any means present in every plasmocyte, nor are they found on every slide, though on some slides I find them in almost every plasmocyte. Since this paper was finished in ms. I have found plasmocytes in large numbers in human

blood, and nearly every one of them possessed this same refractive globule at one side in its granosphere, seldom in the center. In the batrachian plasmocyte the somosphere lies outside on the surface of these globules, never in them.

The fact that these globules are not always present, nor consistent as regards form, size, and number, induces me to consider them as food particles which are being digested by the somosphere and which may have been either derived directly from the blood serum or secreted by the granosphere. In consistency these globules are quite dense, as may be judged from the appearance of the somosphere.

The somosphere would then stand in the same relation to the centrosome as that of the granosphere to the centrosphere and interior spheres. In other words it constitutes a digestive layer for the nourishment of the centrosomes. It is only reasonable to suppose that such delicate organisms as the centrosomes must have specially prepared nutriment, and that they are unable to directly assimilate food supplied by the blood serum and by the granosphere. The process would then be as follows: The nutriment supplied by the blood serum is digested by the granosphere; part of what results from this feeds the various spheres of the plasmocyte, especially the centrosphere; and as this nutriment is too coarse for the centrosomes, it must, in order to be assimilated by them, be further manipulated by the somosphere.

*Unequal Staining of the Archosomal Spheres.*—A point of considerable interest is the unequal susceptibility to stains exhibited by separate archosomes. For instance, in plasmocytes which contain two or more archosomes with a granosphere surrounding each, we often find that one granosphere or centrosphere has accepted a very dark stain while the other remains quite pale. Thus in fig. 65 we see that the centrosphere of the upper microcentrum is dark violet, while the lower and larger one is light blue. A similar difference is also seen in figs. 64 and 69. This unequal staining is frequently accompanied by a dif-

ference in size. It is generally the larger sphere which stains the most intensely, and this unequal differentiation may be due either to disintegration and decay or to poor nourishment. It appears as though some of the spheres are stronger and better able to procure nourishment than others.

*General Absence of a Cell Membrane.*—That the plasmocytes are not generally surrounded by any cell membrane has already been stated. The exterior layers show projecting plasmarays entirely without any membranous covering. This might be expected on account of the origin of the plasmocyte from a part of the cell which had lost its cell membrane; but out of the very many plasmocytes investigated I have found some, not more than half a dozen in all, which, as far as concerns their exterior margin and form, present a very different appearance. These plasmocytes, if such they are, present a rounded form with smooth outline covered by a distinct cell membrane; but, unlike most plasmocytes, I could never see in them any differentiation between the plasmosphere and the hyalosphere, and even the outline of the granosphere was less well defined. I believe, however, that these bodies are real plasmocytes, though as to the cause of their structure I can venture no opinion. In fig. 59 I have represented one of them. Besides these plasmocytes I have also found in the blood very much smaller bodies, appearing like very small isolated nuclei without cytoplasm. My investigations of these are as yet unsatisfactory.

*Absence of Nucleus.*—The absence of any nuclear structure in the plasmocyte is readily explained by the well known law that the cell originates only from the cell, and the nucleus only from a previous nucleus. In one or two instances, however, I have found a structure near the center of the plasmocyte which might perhaps be called an incipient nucleus, an effort to form a new nucleus of some existing nuclear fragments which may have entered the plasmocyte. In fig. 75 such a pseudonucleus is seen, as it were, in mitosis (see also fig. 74). Such forms are, however, exceedingly rare, and these two are

really the only ones I have observed. During the disintegration of the nucleus and before the plasmocyte has separated, nuclear fragments are often seen floating about in the cytoplasmic sphere, especially in the granosphere. If any larger fragment should happen to be enclosed in the plasmocyte its influence there might be of more than momentary importance. I must, however, distinctly state that I have nowhere found anything even approaching a perfect nucleus enclosed in a plasmocyte.

*Degeneration of the Plasmocytes.*—I consider the plasmocyte shown in fig. 84 as a form resulting from degeneration. These forms are of quite frequent occurrence and of various sizes, often larger than the perfect plasmocyte. I was for a long time doubtful as to their nature and their connection with the plasmocyte, but of late I have found intermediate links which tend to prove that they are forms of plasmocytes. They are characterized by a disintegration of the plasmosphere and hyalosphere, in the place of which we only see what looks like a very delicate membrane into which radiates some substance from the granosphere. The latter is always remarkably granulated, the granules being regular and rounded, staining intensely dark. This granulation reminds me greatly of the one possessed by eosinophile cells, or by other strongly granulated forms of leucocytes. The centrosphere in these plasmocytes is always less distinct, being partly covered with the dark granules of the granosphere, but the somosphere and centrosomes stand out plainly, the somosphere generally being ring-shaped.

*Abnormal Plasmocytes.*—I have already stated that some plasmocytes show an abnormal structure which is not easy to explain. Such plasmocytes are also very rare. The variation refers generally to a duplication of certain spheres or to the presence of some sphere not found in the normal plasmocyte. Thus in fig. 47 we find on one side, the right one, a small crescent-shaped, faintly stained body pushed into the substance of the granosphere. In this instance it may be a fragment of the centrosphere. A more difficult appearance to explain is the one seen in fig. 64.

Here we have seven or eight distinct spheres instead of six. Perhaps the simplest way to explain this is to suppose that the centrosphere, which here is pale blue, has accepted some food, or some other unusual substance which has so arranged itself that it cuts the centrosphere in two. However, this explanation is given for what it is worth, without any pretence to correctness. Every cytologist knows that now and then cells of various kinds are met with which present an abnormal structure not readily explainable. Another abnormal plasmocyte is one shown in fig. 77. Here the centrosphere appears as a broad band across the granospheroplasm. The darker margin of the band with the four black dots I consider to be somosphere and centrosomes.

As to the nature of the various black dots in fig. 56 I am undecided; they may be centrosomes or not. I think the three larger ones certainly are centrosomes, each surrounded by somosphere and centrosphere. The centrosphere of the one to the right is very large, extending across the center of the plasmocyte.

*Amœboid Movements.*—The amœboid movements of the frayed ends of the fusiform corpuscles were mentioned by MacCallum, and have probably been observed by some investigators of the large elements of batrachian blood. MacCallum, however, speaks of the slow vibratory motion of the starlike prolongations, and not of regular amœboid movements or projections, though from the general tone of his arguments (pages 245, 246) it would, I think, appear as though he considered the amœboid movements as really existing. This movement has been denied by Eberth, who holds that under ordinary circumstances such movements do not exist, at least not in the fusiform corpuscles; but I have frequently observed plasmocytes and have satisfied myself that in them such movements are common, generally very slow, but under certain conditions extremely rapid. If a drop of blood is mixed with salt solution of 0.6, we see that the plasmaprojections change rapidly, pushing out with unusual vigor to a greater

distance than under ordinary conditions, then becoming suddenly paralyzed and unable to again contract. In fig. 76 I have figured such a plasmocyte. It was at first only oblong rounded, with short plasmospheric projections. In a couple of minutes these had reached their present size.

In ordinary plasmocytoblasts and plasmocytes there is much variation in the appearance of the outer edge of the plasmospheres. In some plasmocytes the rays are pointed and very long, in others again they are rounded and scarcely projecting. While the former rays may be explained as being fragments torn from the cell membrane of the erythrocyte, the rounded appearance of the latter can only be considered as a direct effect of amœboid contraction. Another sign of amœboid movement is the presence of bacteria, foreign bodies of various kinds and size, as well as fragmentary or even whole red blood cells lodged in the granosphere of the plasmocyte. Their presence can only be explained by amœboid movements of the plasmocyte, the latter having engulfed them in the same way as do leucocytes and other wandering cells.

As regards each one of the inner spheres, separately, it is evident that the peculiar forms frequently possessed by them must be attributed to amœboid movements. Such undoubted activity is especially seen in the centrosphere, and to a lesser extent in the granosphere and somosphere. In each one of these spheres we can recognize a resting stage and a stage of amœboid activity. While the resting form of each of these spheres must be considered as approaching a disk, other forms frequently occur which cannot be the effect of accidental pressure or disturbance. As a plasmocyte with a resting archosome, I consider, for instance, the one shown in fig. 47, where both the centrosphere and the somosphere are oval. Figs. 27, 48, 49, 68, 69, 82, and others, show the various spheres of the microcentrum as arrested in the amœboid stage. That this amœboid stage is not confined to the plasmocyte as a whole is evident from such figures as 23, 32*b*, 35*a* and 82, all of which show signs of a most active movement of the

centrosphere. In fact the whole progressive movement of the archosome, from the base of the bud (plasmocyto-blast) to its center or upper part, must be ascribed to such amoeboid movements as those indicated in the figures. Similar forms indicating amoeboid movements of the micro-centrum have been described by Rawitz in his paper, "Untersuchungen über Zelltheilung," and are illustrated principally in figs. 2 and 3 of said paper. In these and other figures in that paper we also find the granosphere clearly delineated and described as "Zellsubstanzhof."

*Growth and Phagocytosis.*—While a large number of plasmocytes are not any larger than the largest divisions of the plasmocyto-blasts, many of them are much larger than any that I have seen while yet enclosed in the plasmocyto-blast. From this I infer that the plasmocytes increase in size—that they actually grow. Between the smallest plasmocytes and the largest ones there are those which are of all intermediate sizes. I have measured plasmocytes which were as large as the nucleus of the fusiform corpuscle, but the majority are much smaller, as will be seen by the measurements given further on. This growth can hardly be caused by anything but an assimilation of food. The food supply is probably mostly derived from the blood serum, but some of it, at least, is at times attained by a direct process of phagocytosis. Thus I have frequently encountered plasmocytes which had engulfed small erythrocytes or their fragments, some of the latter appearing to be in a state of decomposition. On every cover glass such examples of phagocytosis are often found. In fig. 79 I have represented a phagocyte which has swallowed a very small erythrocyte, the more interesting because this erythrocyte contains a parasitic protozoa, the life history of which I will soon describe. In many instances, however, what appears to be phagocytosis is not really so. We frequently find that a plasmocyte overlaps, or is superposed, on a red corpuscle, in which case it at first appears as if the plasmocyte was in the act of digesting the red cell. All around the outlines of the plasmocyte there is seen a pale margin, as if

the hæmoglobin in the red cell had been consumed by the plasmocyte. But this is mere illusion, because the pale ring or area is caused by the pressure of the overlying plasmocyte which has pushed the hæmoglobin away from its immediate vicinity. Again, wherever phagocytosis occurs no such displacement of the hæmoglobin takes place, as illustrated by fig. 79. Even in the plasmocytoblasts such phagocytosis is frequent. I have already mentioned that the enclosures are principally found in the granosphere, which is thus to be considered as the seat of digestive activity in the cell.

*Duplicity of the Plasmocytoblasts.*—A very noticeable fact is the frequent occurrence of a plasmocytoblast at each of the opposite poles of the fusiform corpuscle, or rather, more strictly speaking, of the degenerating nucleus. In some instances, even when the granosphere is distinct at each pole, I have not been able to discover the inner spheres and centrosomes; but in the majority of fusiform corpuscles the respective cytoplasmic spheres, with an archosome, are found at each pole. It appears at the beginning of the degeneration and disintegration of the nucleus, or at the moment when the cell membrane was ruptured and the hæmoglobin was diffused, that the erythrocyte was not in actual rest, but at the beginning of mitosis. The centrosomes and archoplasm had evidently already separated and moved to opposite poles of the nucleus, where at their resting places they had caused a dell to appear. The destruction of the cell and its transformation into a fusiform corpuscle, is, therefore, not likely to have been caused by any defect in the centrosomal spheres or archosome, but rather from some defect in the nucleus itself. This defect, whatever it may have been, prevented the chromosomes from passing through the preliminary stage of mitosis; they were therefore unable to respond to the action of the archosome. The nucleus in which, at this stage, we should expect to find a great activity among the chromosomes had thus died, that is to say it had become disorganized or paralyzed, so that the action of the centrosomes, instead of



exerting itself on the nucleus, caused the cell wall to rupture and the fusiform corpuscle to be set free in the serum. The very fact that the centrosome and plasmospheres survive—nay, grow, develop, and continue an independent life—while the nucleus perishes, points to this conclusion. The nucleus of the fusiform corpuscle is, as compared to the nucleus of the erythrocyte, always in a state of degeneration. The various kinds of chromosomes are neither distinguishable in shape nor color, and consist of a mere irregular mass of globules of various sizes, more or less concentrated towards the center. There is an entire absence of those fine and exquisite details found in every perfect nucleus. The nuclear membrane—the caryotheca—is also frequently ruptured, and we can see small parts of the nuclear plasma diffusing in an irregular way through the cytoplasm, indicating dissolution and decay.

Dr. A. Dehler, who was the first to demonstrate the microcentrum in the erythrocytes of the chicken embryo, describes and figures only one set of centrosomes in the resting blood cell. Also M. Heidenhain, who has so studied in detail the nature of the leucocyte, refers only lightly to the microcentrum of the erythroblast. In figs. 15 and 16 (“*Neue Untersuchungen*”) he figures two nucleated red blood cells with centrosomes partly visible in the cytoplasm. Fig. 16 interests us most because the nucleus with the polar projections bears a strong resemblance to the fusiform elements of *Batrachoseps* blood. Heidenhain does not enter upon any detailed description of these cells but simply states that according to his conclusions the ejection of the nucleus is caused by the tension of the aster rays, in conformity with his now well known tension theory. He believes, also, that after the ejection of the nucleus the centrosomes remain in the erythrocyte. Whatever may be the case with the erythrocytes of the rabbit, I am positive, as regards the fusiform elements of the *Batrachoseps* blood, that the centrosomes remain in the plasmocytoblast.

*The Ultimate Fate of the Plasmocyte.*—A remarkably small proportion of plasmocytes show signs of dissolution,

probably not ten per cent., and these appear to be full of large and small vacuoles. The spheres become less distinct, finally diffusing one into the other, and no longer responding to the stains. They become more transparent as the plasma evidently becomes less dense. The interior spheres are the first to disappear from view, the centrosomes with them. In the last stages of its existence the plasmocyte resembles a large diffuse blood plate. Fig. 78 represents a dissolving plasmocyte with both large and small vacuoles stained with Ehrlich-Biondi. Judging from the few which thus decay, I conclude that the life of a plasmocyte is fully as long as that of a nucleated blood cell, and probably much longer.

*Adhesive Nature of the Cytoplasm.*—Every one who has observed the fusiform corpuscles has remarked upon the adhesive nature of the outer cytoplasmic layer. Frequently a number of such corpuscles are seen adhering together, forming irregular discs. The plasmocytes act exactly in the same way. Not only are they found joined or attached to each other but frequently they are also seen adhering to the margin of the plasmocytoblasts. It is not always easy to determine when we have before us a free plasmocyte whether it is simply adhering to the cytoplasm of a plasmocytoblast or is separating from it. The continuation of the two outer spheres must be the criterion of this, though in the first stage of the plasmocyte the difference cannot be very great. If there is any large amount of granosphere yet in position at the apex of the nucleus, and if this granosphere is conelike and contains a microcentrum, we may assume, with great probability, that the adhering plasmocyte is really only adhering and not in the act of separating. After all the plasmocytes have separated from the plasmocytoblast there often remains a thin crescent of granosphere close to the nucleus, but this crescent does not contain any parts of an archosome, therefore cannot produce other plasmocytes.

## XII. THE INDEPENDENCE OF THE ARCHOSOME.

From the foregoing observations it will be seen, at least in the fusiform elements of the blood, that the archosome shows an independent life history—surviving, growing, and changing long after the other constituents of the cell have disintegrated. As far as I can see the plasmocyte occupies a position equal to that of a real cell. It has all the general qualities of the cell as understood by modern cytologists, with perhaps one exception—the power to reproduce itself; at least no instance of unqualified plasmocytic division has come under my observation. The question now arises as to the relationship which the archosome bears to the nucleus and the balance of the cell. As is well known, there are two opposite views on this matter: one which considers the centrosome a constituent of the cell, always present and of paramount importance in directing the mitosis; the other claiming that the centrosome is only an organ in the cell (like the heart in the animal body), either always present or temporarily differentiated at the time of mitosis—a larger microsome, whatever that may mean, but nothing more. According to the latter theory the only function of the centrosome would be to mechanically direct and carry out the complicated stages of the mitosis, and when this was accomplished its work would be ended. This theory sufficed as long as centrosomes were not found in cells which had lost the power of division, or which would never again divide by caryokinesis; but we now know that centrosomes and archoplasm occur in cells in which cell division will never be repeated. It is not my intention to enter upon this subject extensively at present. However, I will here point out that if we concede that the microcentrum, or archosome, is always present in every cell, and can recognize that the archosomes in some cells, as for instance in the fusiform corpuscles of *Batrachoseps*, survive all other parts; that they clothe themselves with various envelopes of cytoplasmic spheres; that they increase in size and assimilate food; that they remain entirely independent of former asso-

ciates in the cell; and that they are always minutely organized in the same manner;—then, I think, we cannot help but conclude that the centrosome is something other than a larger microsome situated at the junction of the rays of the attraction spheres, in which these rays are inserted, and whose temporary function is to direct the chromosomes and in other ways accomplish caryokinesis.

*I hold, therefore, that the archosome, with its spheres and centrosomes, is not a temporary organ of the cell, but is a most important vital center, capable, under favorable conditions and when clothed with certain cytoplasmic envelopes, of growth, assimilation of food, and of movement—in fact, existing as an independent element of the blood.*

Connected with this question is another of no less interest—the theory of symbiosis, of which Watasé is now a well known champion. Is the nucleus an organ in the cell, or is it an independent organism—a messmate, so to say—which has associated itself with the balance of the cell for mutual benefit—in symbiosis? Watasé has done full justice to this theory which in many respects is a most plausible one, and is according to my views most probable. I can do no better than to refer to his admirable lecture upon this subject. But strange to say, Watasé, who has so ardently advocated a symbiosis of the nucleus with the cell, has also as eagerly endeavored to destroy the very foundation upon which this theory must rest. Referring to his paper upon the independence of the centrosome, we find that he has used every argument to show that the centrosome is merely a large microsome, a variable organ in the cell. Now it can be shown, as I believe I have demonstrated, that the centrosome, with the archoplasmic spheres, is something much more than an organ in the cell, that it constitutes in reality the most vital part in the cell, the surviving center of energy after the connection with the nucleus has been dissolved. Is not this fact an additional support to the theory of symbiosis, a symbiosis not strictly between the nucleus and the cell, but between the nucleus and the archosome, or microcentrum? If we should extend

this theory further we might conclude that before this symbiosis took place the "contracting parties" were independent elements, perhaps similar to the nucleus and the plasmodium. As far as we know at the present time these plasmodia are the only independent organisms which do not possess a nucleus, and the suggestion that the non-nucleated ancestors of our nucleated cells resembled them is, I think, entirely reasonable.

From the observations of Heidenhain on the budding of the centrosome, it seems probable that this body follows the same law which teaches that the nucleus comes only from a nucleus and the cytoplasm only from a previous cytoplasm. The centrosome would thus always originate from a previous centrosome and not from any microsome that might happen to be present. If such be the case, and in my opinion all indications point that way, then the theory of symbiosis must be extended. Instead of a duality in the symbiosis we would have at least a trinity—cytosome, archosome, and caryosome—each contributing towards the formation of the perfect cell; they may not, perhaps, be of equal importance, but each is of sufficient consequence to make cell life impossible without it. We now know that the archosome is a complete body of three distinct parts. To what extent are these independent of each other? What is their phylogenetic development? Is the centrosphere of the same nature as the centrosome and somosphere, or have we to deal with a further symbiosis of the integral parts of the archosome?

I have already suggested that the somosphere is the assimilative organ of the archosome and that it probably stands in the same relation to this body as does the granosphere to the cytosome or to the cell at large; but is it not probable that, regardless of the somosphere, the archosome may be composed of two distinct symbiotic entities, the centrosphere and the centrosome, each of which is apparently, to some extent at least, independent of the other. I will here call attention to the observation made by Rawitz on the temporary connection of the archoplasms in adjoining cells, while

centrosomes and other structures in the cell remained dormant and separate.

This connection of the archoplasms in two adjoining cells can, I think, best be explained as a necessary conjugation—a preparation for the final mitosis of the cell. It is well known that such conjugations of nuclei have been observed in infusoria, and it has been proven to be an indispensable rejuvenation of the cell. The conjugation of the archoplasms is probably a similar necessity—a rejuvenating process without which, perhaps, a degeneration of the archosome would ensue. In connection with this I will also call attention to the observations of K. v. Kostanecki and A. Wierzejski ("Ueber das Verhalten d. sog. achromatischen Substanzen," etc.), Arch. f. Mik. Anat., Bd. 47, 1896, Heft. 2). These investigators have shown how in the fertilized ovum of *Physa* the centrosome (archoplasm and centrosome) separates from the sperm nucleus and traverses the egg cell in a very independent way (figs. 3, 9, 12, 13). This shows according to my judgment that in the above case the archosome is to a great extent independent of the nucleus; but even a greater proof of the independence of the archosome is found in a most important treatise on the Spermatogese von *Paludina vivipara*, by Professor Leopold Auerbach (Jenaische Zeitschrift, Bd. 30, 1896, Heft. 4). This admirable memoir arrived just as I was reading the final proof of the present paper, and time will not permit of my making more than a review of the summary of results. *Paludina vivipara* produces two kinds of spermatozoa: one possessing the regular form and structure consisting of nucleus and cytoplasm, and probably archosome also; the other kind, which has been known as the worm-like form, contains no nucleus, but is composed principally of cytoplasm. It has the value of a Nebenkern. The chromosomes of the original nucleus are being destroyed or ejected, and the Nebenkern, together with part of the cytoplasm, develops into an independent spermatozoon. In the figures (13a to q) of Professor Auerbach, I find nothing which resembles a centrosome or archoplasm, but I think

there can be no doubt as to the homology of my archosome with his Nebenkern, and also with his wormlike spermatozoon. The absence of any differentiation of spheres in his Nebenkern is probably due to the stains used or to the fixatives, my own experience being that Säurefuchsin does not differentiate the archosomal spheres, but on the contrary covers up their finer structure. I am confident that with proper toluidine staining the wormlike spermatozoon of *Paludina* will show a structure not brought out by the coarser fuchsin; however, enough is shown in Auerbach's figures to satisfy me that we have here a real case of independence of the archosome, and I am confident that further investigation will show an undoubted homology of the wormlike spermatozoon of *Paludina* and the plasmocyte of the blood of *Batrachoseps*.

At the time I was reviewing the above mentioned monograph by Professor Auerbach, my attention was called to a most interesting paper on "The Sexual Phases of *Myzostoma*" (*Mittheilungen a. d. Zoolog. Station z. Neapel.*, Bd. 12, 1896, Heft. 2), by Dr. Wm. M. Wheeler.<sup>1</sup> In this paper Dr. Wheeler figures certain bodies, living free in the body cavity of *Myzostoma*, which he describes, provisionally at least, as parasitic amœbæ, under the name of *Amœba myzostomatis*. The body of this amœba is at various places produced into fine points, one of which is seen to penetrate the cytoplasm of the ovum of the *Myzostoma*. In other respects the parasite is entirely external to the ovum. The fine needlelike point of the amœba pierces the ovum more or less deeply, and always from the side furthest away from the nucleus of the ovum, at least so it appears in the figures. The region of the cytoplasmic part of the ovum in the immediate vicinity of the inserted point exhibits a most remarkable radiation; as Dr. Wheeler says, "not unlike an astrosphere at the pole of a karyokinetic spindle." This

---

<sup>1</sup>I am under great obligations to my friend Professor Herbert P. Johnson, of the University of California, for having attracted my attention to the remarkable amœboid bodies described in Dr. Wheeler's paper.

astrosphere lies very nearly in the position which we should expect to find occupied by the archosome of the ovum. Occasionally amœbæ were found which were not in the act of puncturing the ova; while in a few instances a single amœba was seen which had two points, each entering the body of an adjacent ovum.

As to the structure of the amœba, Dr. Wheeler says, "Each contained, besides a number of deeply staining irregular granules, a pale round body, which I hesitate to interpret as a nucleus, although it is certainly remarkable that no other structure comparable to a nucleus could be found in these amœboid organisms, when they had been treated with such an excellent nuclear stain as Heidenhain's iron hæmatoxylin." I think that the absence of a nucleus indicates that this body is not an amœba, but something entirely different; and the question now arises, must we not in this so called amœba recognize a free and independent archosome? The pale round body would then be interpreted as a somosphere, and the irregular, deep-staining bodies as centrosomes. An objection to this interpretation of the dark, irregular granules might be made on account of their position, situated as they are outside of the somosphere; but this may be only a temporary position such as occurs also in the plasmocyte, where the centrosomes now and then are found outside of the somosphere, being free in the centrosphere. In the ova figured by Dr. Wheeler we find no trace of any other archosome, but are told that the cytoplasm of the ova attacked by the amœba contained large granules which are larger and more numerous than those which occur in the normal ovum at about the same stage. These granules take up the hæmatoxylin with avidity. Judging from the figures (Taf. 10, fig. 23, and Taf. 12, fig. 56) these granules in the ova are exactly similar to those in the resting amœba (fig. 56). In the entering amœba these granules as well as the pale round body are absent. It appears to me as if the pale round body, or somosphere, and the granules, or centrosomes, had been injected into the ovum by the free archosome. If this interpretation of the



nature of this amoeboid body is proved to be correct by future investigation, then we shall have here the third known instance of a free and independent archosome, the other two being the plasmocyte in the blood, and the wormlike spermatozoon of Physa.

If we now consider the budding of the centrosomes as shown by Heidenhain, and that of the plasmocyte as shown by me, does it not demonstrate that the centrosphere and centrosomes are in reality distinct and independent elements, though as yet we cannot in all cases know them to be independent of each other? Does it not appear also possible that these two structures once existed separately but later on joined in a symbiotic existence, long before the archosome as a whole had joined the caryosome and cytosome to make up the present cell?

*Identification of the Spheres.*—I believe it will prove of interest to attempt an identification of the cytoplasmic zones of the plasmocytes and plasmocytoblasts with those observed in perfect cells. Such identification is for several reasons by no means easy. Many investigators have not named the respective cytoplasmic zones observed by them, and, in cases where names have been given, they have frequently used descriptions or descriptive names which are not translatable from one language to the other. Another obstacle is found in the different stains used to differentiate the respective zones. The various fixatives which are supposed to preserve the elements of the cell in their original appearance undoubtedly frequently accomplish the very opposite, at least with certain parts. Every cytologist knows only too well how differently the stains act after different fixatives have been employed. I will not dwell particularly upon the advantages of the methods I have employed in my investigations in this case, but will observe only this, that whatever changes the cytoplasmic zones may have undergone, they are not resultant from the use of violent chemicals.

There is no reason to suppose that we should find a similar grouping of cytoplasm in every cell, even when the cells belong to the same cell species, but in related

cells we must expect to find the same general cytoplasmic characters. While the leucocytes have received much attention from a host of investigators, the finer structure of the erythrocytes has hardly been touched upon. This is greatly due to the interference of the hæmoglobin, which does not permit the ready staining of the cytoplasm in any way that would permit a study of the finer details. Heidenhain's fig. 16 ("Neue Untersuchungen") demonstrates this. We see polar projections resembling plasmocytoblasts at each end of the nucleus, faintly visible at the upper end, a little more sharply defined below. The two centrosomes at one pole are strongly brought out, but the respective spheres are not to be seen.

Adolf Dehler, who has made a careful study of the centrosomes of the chicken erythroblasts, gives us as little information on this particular subject as does Heidenhain. His figures show only sharply defined centrosomes surrounded by a light colored circular sphere. MacCallum's figures show few if any exact details, except the mere outlines of the frayed plasmosphere. E. J. Claypole gives no details of any kind. In our comparisons we must, therefore, turn to other cells, among which there are few which have been more carefully studied than have the giant cells from the bone marrow of the rabbit by M. Heidenhain; and, as regards the cytoplasmic parts they show several points of similarity to our plasmocytes and plasmocytoblasts, we will consider them more particularly.

The concentric arrangement of the cytoplasm, so forcibly pointed out by Heidenhain and Lenhossék, is equally distinct in our plasmocytes. As is known, Heidenhain recognizes three distinct zones of ectoplasm, and, similarly, three distinct zones are found in the ectoplasm of the plasmocyte. How far Heidenhain's outer, inner, and middle layers correspond with the three outer spheres of the plasmocyte is more difficult to determine.

Judging from the form, situation, and staining quality, I believe it safe to identify the outer zone of Heidenhain's ectoplasm with my plasmosphere. The identity of my hya-

losphere with Heidenhain's middle zone is, however, not apparent, and is rather improbable. This middle zone stains strongly and is plainly granulated, while my hyalosphere stains poorly and is characteristically homogenous, appearing like an even, pellucid ring. When we turn to the granosphere we can hardly identify it with Heidenhain's inner zone of ectoplasm, this zone staining faintly, while my granosphere stains deeply. If, again, we consider the position of the inner zone, we find that it surrounds the nucleus, being in actual contact with it, unlike my granosphere but similar to part of my hyalosphere. On account of its staining quality and general appearance I think that my granosphere may be more properly identified with Heidenhain's middle zone. If this is so it is probable that my hyalosphere was originally confined to the vicinity of the nucleus but later pushed itself between the plasmosphere and the granosphere. Heidenhain's endoplasm cannot be taken into consideration as it is only an invagination of the ectoplasm. The innermost spheres in the plasmocyte I can compare only to Heidenhain's microcentrum, though it must be conceded that the analogy is not absolutely certain. Heidenhain understands by his microcentrum, not only the centrosomes but also the particular substance which surrounds and converts them, the whole forming a distinct body by itself. This connecting substance—"primary centrosomose"—must be referred either to my somosphere or centrosphere; or, what is more probable, sometimes to the one and sometimes to the other. In this paper when reference is made to the microcentrum it must be distinctly understood that I leave this point undecided. By microcentrum I mean the centrosomes together with the nearest visible sphere surrounding them and connecting them with each other. In Heidenhain's figures the divisions of the microcentrum are less distinct from each other than they are in the plasmocytes. The distinction between the granosphere and the centrosphere is always very good, especially in successful stains with eosin, as shown in figs. 49, 59, or even 48; and even with toluidine the differentiation is

often striking, as, for instance, in fig. 65. The somosphere is probably identical with the faintly staining sphere surrounding the microsomes in Heidenhain's figs. 37, 39, 48, 49, 53, etc.

If we compare our cytoplasmic spheres with the ganglionic cells of the frog, as described by Lenhossék, we find several points of similarity. Lenhossék endeavored to harmonize the cytoplasmic spheres seen by him with those of other investigators, and met I think with some success. He divides the cytoplasm into two main divisions; an outer one, for which he proposes the name plasmosphere or perisphere, and an inner division which he refers to as centrosphere, the latter being sharply defined like a second nucleus. This agrees exactly with the centrosphere of the plasmocyte, and I have for this reason adopted the name proposed by Lenhossék for this highly individualized part. The centrosphere of Lenhossék is frequently surrounded by a white ring, a fact which I, too, have observed at times in the plasmocytes. A study of Lenhossék's figs. 5, 6, 7, and 9 shows that the minute centrosomes are surrounded by a dark film which I identify with my somosphere. As regards the plasmosphere of the ganglionic cells the agreement is less apparent, except that the cytoplasm is prominently concentric and consists of at least two, probably three, distinctly differentiated zones, which, however, are not strictly localized. Of these the inner zone is granulated, while the middle one (Lenhossék, *Tafl. xv, fig. 3*), stains even more intensely than the granosphere of the plasmocyte. In the ganglionic cell as well as in the plasmocytoblast it is the "grosse gekörnte Protoplasmaschicht" which causes the dell in the nucleus, a fact which when coupled with other similarities warrants my identifying these two zones with each other.

In one of the very latest contributions to cytology, Dr. O. Van der Stricht has described cell structures which bear a marked resemblance to those of the plasmocytoblasts. In his figs. 19, 20, 21 and 22, but especially in 19 and 20, we find a most striking arrangement of the cytoplasm. It be-

comes at once evident that the dark-staining granulated zone can be identified with my granosphere. It possesses the following qualities in common with the granosphere: It stains darkly; it is granulated; it encloses the microcentrum; and it is crescent-shaped, the cavity of the crescent joining a light colored zone, which latter partly or entirely surrounds the nucleus, as does my hyalosphere. The microcentrum also is in almost every particular similar to the archosome of the plasmocytoblast. In one of the figures (21) the granosphere is seen to cause a dell in the nucleus, a characteristic which renders nearly perfect the similarity. We must suppose that in these cells the hyalosphere if present is confined to the immediate vicinity of the nucleus, where it is recognizable as a faintly stainable ring. In the paper referred to (pages 257, 258) Van der Stricht has undoubtedly recognized the great importance and prominence of the granosphere, stating that the first modifications apparent in the microscope take place in the very compact cytoplasm which surrounds the attraction sphere. He further states that this "granulated zone" probably corresponds to the asteroid region surrounding the attraction sphere in the egg, or to Heidenhain's radiating organic fibers, with which I am ready to agree. This zone has also been recognized and figured by Hermann, A. Prenant, Holl, F. Heneguy, Van Bambeke, and H. Mertens, as was pointed out by Van der Stricht. Among other recent investigators who have recognized the importance, or rather the existence, of the archosome, R. von Erlanger takes a prominent place. In his paper on the testes of the earthworm he describes and figures the archosome and granosphere which he designates as *Nebenkern*. He recognizes the centrosome as being situated in this body and ascribes to it a distinctly cytoplasmic origin. While this *Nebenkern* and my archosome and granosphere are undoubtedly homologous, it must be remembered that the *Nebenkern*, or paranucleus of some other investigators, signifies bodies of a very different nature and sometimes even foreign to the cell. Erlanger compares his *Nebenkern* in the sperm cells with similar

structures described by Bütschli and v. la Valette, and calls attention to the great resemblance between them. From this we may conclude that of the cytoplasmic spheres described by me above, the granosphere is the most constant, probably existing in all the cells.

The large granular spheres which have been described by Meves from the achilles tendon of the frog must also be considered identical with some of the spheres of the plasmocyte. Meves describes the large outer sphere—my granosphere—as concentric layers of indistinct granules which might be considered as membranous formations surrounded by thin homogenous cytoplasm. There can be little doubt that the above structure is identical with my granosphere, in which similar concentric layers are frequently observed (Meves, Taf. ix, fig. 2, etc.). In his fig. 10 there appears a pale uncolored sphere surrounding the centrosomes (but inside the centrosphere), which probably corresponds to my somosphere. We must remember that Meves used iron stain which does not differentiate as well as the toluidine.

Especially as regards the somosphere, I think that future investigations will demonstrate its presence in the microcentrum of many cells, and that many structures which have been described as centrosomes will, when subjected to closer examination, be referred to the somosphere; for instance, the branched centrosomes in the pigment cells described by Zimmermann. A real somosphere has been observed by Häcker in the winter egg of *Sida crystallina* (loc. cit., Taf. xxi, fig. 1), which he calls after Strassburger "tingirbare innenzone." The increase in size and growth of the centrosome in *Sida* is also pointed out by Häcker, a growth which is probably analogous to the growth of the somosphere in the plasmocyte.

Whether there exists any homology between the plasmocytes and the paranuclei described by Bremer from the blood of *Testudo carolina* must remain undecided. Judging from the figures accompanying Bremer's paper, as well as from his descriptions, the paranuclear bodies are much

less regular than any of the plasmocytoblasts from the blood of *Batrachoseps*. How much of this is due to the fixing chemicals used in Bremer's preparations cannot be known until comparative studies have been made with non-fixed blood. The peculiarly shattered nuclear structures would, it seems to me, certainly indicate that the paranuclear structures also had been considerably disturbed before finally being fixed. A further study of these paranuclei is certainly of the highest importance. I have seen somewhat similar bodies in the blood cells of *Diemyctylus* and *Chondrotus*, but not in *Batrachoseps*.

The peculiar structureless bodies described by Rawitz from the lymphatic gland of *Macacus* (Arch. Mikr. Anatomie, Bd. 45, page 592) are possibly of the same nature as my archosomes or plasmocyte. The want of structure may be due to imperfect fixing methods employed. These bodies occupy the same position in the cell as the *Nebenkern*. The fact that they are set free in the lymph and probably reach the general circulation makes an homology between them and the plasmocytes probable.

*Plasmocyte and Leucocyte*.—It is appropriate that we should compare the plasmocyte with the leucocyte in the same blood, and search for some similarities as regards the inner spheres. At the outset we find some very marked differences pertaining to their staining qualities. Thus we find that the Ehrlich-Biondi mixture, which is the most successful stain to bring out the microcentrum of the leucocyte, fails entirely to give any satisfactory images of the corresponding parts of the plasmocyte; and, *vice versa*, the toluidine does not stain the microcentrum of the leucocyte, neither the spheres nor centrosomes. Another striking difference between the two kinds of corpuscles is the absence of cytoplasmic rays in the fusiform corpuscle. Although carefully looking out for any trace of them I have failed to find them in the plasmocyte. Now and then a star-shaped granosphere occurs, both in the plasmocyte and in the plasmocytoblast, but they are quite different from the filaments in

other cells and do not appear to have any other function than that of locomotion.

The dark-staining, starlike sphere of the leucocyte, as seen in figs. 14, 15, 16, 18, and 19, is probably homologous with the granosphere of the plasmocyte; it is the sphere which causes the dell in the nucleus of the leucocyte. The inner pale sphere surrounding the centrosomes in the leucocyte would then correspond to the centrosphere of the plasmocyte. In leucocytes stained with toluidine the granosphere is only brought out by several hours of exposure to the stain. This exposure will invariably injure the differentiation of the plasmocytes and plasmocytoblasts but it will bring out the granosphere most beautifully, as seen in figs. 16*b*, 18*b*, and 19*a*. It will be seen that a ray extending from the archoplasm is covered by different microsomes at different points in the cell. Thus the innermost microsomes consist of particles of granosphere, while the outer ones consist of granules of plasmosphere or blue-staining cytoplasm.

In fig. 18*b* the archosome has divided into several smaller semiglobular parts, but the toluidine has not differentiated any of its zones nor stained the centrosomes.

*Unclassified Corpuscles in the Blood.*—Among the plasmocytes I frequently find spherical or oval bodies as large as the smallest plasmocytes. They resemble small nuclei, and when stained with toluidine are semitransparent, with darker streaks like marbled veins. They contain neither layers, spheres, nor globules, and their nature is doubtful.

#### SUMMARY.

1. The erythrocytes in the normal blood of *Batrachoseps* vary greatly in size and shape, much more so than those of any other known animal. They are in this respect entirely unique. The smallest are smaller than the red corpuscles of the human blood, while the largest are seven times their diameter. This refers not only to the nucleated, but also to the non-nucleated erythrocytes.



2. The vast majority of the erythrocytes are not nucleated, hardly any being found in the spring of the year. In the summer and autumn they are more numerous than at any other time. In this, also, *Batrachoseps* stands alone; all other batrachians possessing only nucleated red blood cells, at least according to our present knowledge.

3. A perfect nucleated erythrocyte of the blood of *Batrachoseps* consists of three distinct and separately organized parts, which, however, are not of equal importance in the general make-up of the cell. These parts are the Cytosome, consisting of three cytoplasmic spheres—plasmosphere, hyalosphere, and granosphere; the Archosome, consisting of three archoplasmic spheres—centrosphere, somosphere, and centrosomes; and the Caryosome, or nucleus.

4. The observed facts further verify the theory that the fusiform corpuscles are the remains of nucleated erythrocytes which for some reason have lost their cell wall and hæmoglobin. This fusiform corpuscle is thus newly ejected nucleus to which is yet attached most of the cytoplasm of the cell.

5. At and after the separation of the fusiform element from the rest of the cell the archosome remains in the fusiform element until the plasmocyte is formed.

6. The origin of the fusiform corpuscle is due to a defect in the nucleus, or more particularly in the chromosomes. This defect has prevented the chromosomes from assuming the preliminary skein stage preparatory to division. The archosome, which has already entered upon the second stage of mitosis, having divided and moved to opposite poles, cannot, therefore, conclude the process, the energy expended effecting only the rupture of the cell membrane, thus setting free the fusiform element.

7. The fusiform corpuscle consists of the nucleus and one or two plasmocytoblasts,<sup>1</sup> each one of which consists of six cytoplasmic zones, including centrosomes.

---

<sup>1</sup> In the foregoing, and throughout this paper, I have used the word plasmocytoblast in order that I may be clearly understood; but for the sake of brevity I propose that this word be made simply plasmoblast.

8. The plasmocytoblast is capable of development and division into two, three, or more plasmocytes, which finally separate from the nuclear vicinity, each one forming a free and independent active plasmocyte in the blood serum.

9. The plasmocyte undoubtedly survives in this state for a considerable length of time and must take rank with the other principal and active corpuscles in the blood, the erythrocytes and leucocytes.

10. The plasmocyte is capable of growth through assimilation of food and exhibits phagocytosis. It contains the same cytoplasmic zones as are found in the plasmocytoblast but has no nucleus.

11. The determining part of the plasmocyte is the archosome, or centrosomes with spheres, as without them the plasmocyte is not formed. Imperfect plasmocytoblasts, or such as do not possess an archosome, do not develop plasmocytes.

12. The non-existence of attraction rays is probably explained by the absence of a cell wall.

13. The nucleus of the fusiform corpuscle goes quickly to decay, no part of it surviving in the plasmocyte.

14. The archosome is not merely an organ in the cell—a large microsome formed for the special purpose of mitosis—but constitutes a most important element of it, the very center of organization, equal in importance to the nucleus itself. The archosome can no more be said to originate in the cytoplasm than it does in the nucleus. The only connection the archosome has with the cytoplasm is that of resting in it and of being partly nourished by it. That the centrosome is at times found in the nucleus, as has been shown by Brauer and Lauterborn, does not imply that it originates in the nucleus, but simply that in some instances it temporarily resides there. The archosome possesses the same individuality whether residing in the cytoplasm or in the nucleus.

15. The survival of the archosome, with its phenomena of growth and phagocytosis, and its general independence, suggests a symbiosis between the archosome, the caryo-

some, and the cytosome; but of course I do not claim that it proves it. The effect of such a symbiosis would be, among other things, to create a cell membrane and cell division by mitosis. I favor this theory because it explains the survival of the archosome (surrounded by cytoplasmic envelopes) as an independent corpuscle.

16. The new plasmocyte in the blood of *Batrachoseps* may then be defined as a corpuscle, generally without a cell wall and always without a nucleus; but consisting of the archosome, which has surrounded itself with the three outer spheres of cytoplasm, and which survives as an independent corpuscle in the blood serum. It is capable of growth and assimilation of food, and to some extent of amoeboid movements. The archosome itself contains three separate spheres, inclusive of the centrosomes. The plasmocyte possesses the following properties: organization, growth, assimilation of food through phagocytosis, motion, both as a whole and by the individual inner spheres, and, finally, sensitiveness, shown in selecting a certain quality of food (erythrocyte fragments and bacteria).

17. The plasmocytes are derived from the red blood cells and not from the leucocytes. The archosome of the leucocytes does not survive, but disintegrates at the same time as the balance of the leucocyte.

18. The granosphere is the seat of phagocytosis and must be considered as the digestive organ of the cell and the plasmocyte, and the storehouse for accumulated food. The somosphere is probably the assimilative organ of the archosome and especially of the centrosomes. The hyaline globules frequently found in the somosphere I consider as food supply. The process of assimilation would then be as follows: The food, derived from the blood serum and through phagocytosis, is digested and assimilated by the granosphere for the benefit of the plasmocytes at large. This food supply when accepted by the archosome is further digested by the somosphere for the special benefit of the centrosomes.

From this we may conclude that the granosphere is a con-

stantly recurring zone in the cell and that it is quite easily recognized. Wherever it occurs it seems to possess the same characteristics as regards form, granulation, and staining capacity, and it appears to be a most important element of the cell, probably of secretive, digestive, and assimilative function. The archosome has been recognized in a great number of cells and parts of it have been described under several names: first, I believe, as Nebenkern; later on, as microcentrum, etc. The centrosphere has been observed in many cells and is variously termed archoplasm, attraction sphere, centrosphere, etc. The somosphere has been figured as surrounding the centrosomes, but previous to this it has not been named nor has any function been assigned it.

MEASUREMENTS OF THE CORPUSCLES AND THEIR SPHERES,  
CALCULATED BY PROF. GEORGE OTIS MITCHELL.

## NUCLEATED ERYTHROCYTES.

Large nucleated erythrocyte.....	24. 9 mm.
Round nucleus of erythrocyte.....	18.26 mm.
Large round nucleated erythrocyte.....	33. 2 mm.

## NON-NUCLEATED ERYTHROCYTES.

Long form.....	46.48 mm.
Average round .....	16. 6 mm.
Small round.....	9.96 mm.
Very small.....	6.40 mm.

## FUSIFORM CORPUSCLES.

Nucleus of corpuscles.....	24. 9 mm.
Cytoplasmic projection, or plasmocytoblast:	
at upper end.....	4.15 mm.
at lower end.....	2.49 mm.
Very large nucleus, almost square.....	19.92 mm.
Plasmocytoblast of fusiform corpuscle.....	9.96 mm.

## LEUCOCYTES WITH POLYMORPHOUS NUCLEI.

Large size.....	33. 2 mm.
-----------------	-----------

## ROUND MONONUCLEARY LEUCOCYTES.

Average.....	12.28 mm.
--------------	-----------

## EOSINOPHILE LEUCOCYTES.

Large, but not largest.....	19.92 mm.
Average .....	14.94 mm.

## PLASMOCYTES.

Average, with two microcenters.....	6.64 mm.
Average, with one microcenter.....	6.60 mm.
Large.....	8. 3 mm.
A very long one: Plasmosphere.....	14.94 mm.
Centrosphere.....	9.96 mm.
Ovoid form: Plasmosphere.....	8.30 mm.
Centrosphere.....	4.98 mm.
Small: Plasmosphere.....	3.32 mm.
Centrosphere .....	1.66 mm.
Large round Plasmocyte: Centrosphere.....	4.98 mm.
Outside of plasmosphere.....	14.11 mm.
Outside of hyalosphere.....	8.30 mm.

Total..... 14.11 mm.

Large ovoid: Plasmosphere.....	11.62 mm.
Hyalosphere.....	8.30 mm.
Centrosphere.....	4.81 mm.

## BIBLIOGRAPHY.

1896. AUERBACH, LEOPOLD. Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*. *Jenaische Zeit.*, Bd. XXX, p. 405.
1893. BAMBEKE, CH. VAN. Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf. *Arch. de Biol.*, Tome XIII, p. 89, Pl. VI. Compare figs. 21, 22, 27, etc.
1893. BRAUER, AUGUST. Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLII, p. 153.
1895. BREMER, LUDWIG. Ueber das Paranuclearkörperchen der gekerneten Erythrocyten, nebst Bemerkungen über den Bau der Erythrocyten im Allgemeinen. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLV, p. 433.
1871. BÜTSCHLI, O. Vorläufige Mittheilung über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insecten und Crustaceen. *Zeit. Wiss. Zool.*, Bd. XXI, p. 402.
1893. CLAYPOLE, EDITH J. An Investigation of the blood of *Necturus* and *Cryptobranchus*. *Proc. Amer. Micr. Soc.*, Vol. XV, pp. 39-71.
1895. DEHLER, ADOLF. Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der roten Blutkörperchen beim Hühnerembryo. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLVI, p. 414.
1896. ERLANGER, R. v. Zur Kenntniss des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzellen. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLVII, p. 1.
1892. GRIESBACH, HERMANN. Ueber Plasmastructuren der Blutkörperchen im kreisenden Blute der Amphibien. *Fest. z. Siebenzigsten Geburtstage Rudolf Leuckarts*, Leipzig, p. 215.
1893. HÄCKER, VALENTINE. Ueber die Bedeutung der Centrosomen. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLII, p. 311.
1894. HEIDENHAIN, MARTIN. Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLIII, p. 423.
1892. ———. Ueber Kern und Protoplasma. Leipzig.
1893. HENNEGUY, L. FÉL. Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des Vertébrés. *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, Ann. XXIX, p. 1.
1891. HERMANN, F. Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XXXVII, p. 569.
1890. HOLL, M. Über die Reifung der Eizelle des Huhn's. *Sitz. K. Akad. der Wiss.*, Bd. XCIX, Abth. III, p. 311. Compare fig. 3.
1896. KOSTANECKI, K. v. and A. WIERZEJSKI. Ueber das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLVII, p. 309.
1894. LAUTERBORN, ROBERT. Ueber Bau und kerntheilung der Diatomeen. *Verh. d. Natur. Med. Ver. zu Heidelberg*, N. F., Bd. V, p. 179.
1895. LENHOSSÉK, M. v. Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLVI, p. 345.
1864. MERTENS, H. Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des mammifères et des oiseaux. *Arch. de Biol.*, Tome XIII, p. 389.

1895. MEVES, FR. Ueber die Zellen des Sesambeins in der Achillessehne des Frosches (*Rana temporaria*) und über ihre Centralkörper. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLV, p. 133.
1894. ——— Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLIV, p. 119. Compare figs. 23, 24, 25, 26, 27, 38, 51, 64.
1891. PRENANT, A. Le corpuscule central d'Ed. Van Beneden dans les cellules seminal de la scolopendra. *C. R. Soc. de Biol.*
1895. STRICHT, O. VAN DER. Contribution à l'étude de la forme, de la structure et de la division du noyau. *Arch. de Biol.*, Tome XIV, p. 257.
1895. RAWITZ, BERNHARD. Centrosoma und Attractionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLIV, p. 555. Compare fig. 3, which shows the granosphere.
1896. ——— Untersuchungen über Zelltheilung. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLVII, p. 159.
1886. VALLETTE ST. GEORGE, V. LA. Spermatologische Beiträge. II.—*Blatta Germanica*. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XXVII, p. 1.
1890. WATASE, S. On Caryokinesis. *Biol. Lec. Marine Biol. Lab. of Wood's Holl*, p. 168.
1893. ——— On the Nature of Cell Organization. *Biol. Lec. Marine Biol. Lab. of Wood's Holl*, p. 83.
1894. ——— Origin of the Centrosome. *Biol. Lec. Marine Biol. Lab. of Wood's Holl*, p. 273.
1893. ZIMMERMANN, K. W. Studien über Pigmentzellen. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XLI, p. 367.

## EXPLANATION OF THE FIGURES.

Figures 1-47, 50-78 have been drawn from Zeiss  $\frac{1}{1}$  hom. im., with oil immersion contact between the Abbe condenser and the underside of the slide. Ocular 2. 3. 4. Figures 44, 48, 79-84 have been drawn from Zeiss apochrom. 3 mm. Ocular 12 and 18. Both daylight and gaslight were used. The images were projected on the working table, outlines drawn with camera, details filled in. They are from cover-glass preparations fixed with absolute alcohol.

All the figures are from elements in the blood of *Batrachoseps attenuatus*.

## PLATE I.

## NON-NUCLEATED ERYTHROCYTES.

1 to 6. Six non-nucleated erythrocytes of different forms and sizes. Ehrlich-Biondi. Oc. 2.

## NUCLEATED ERYTHROCYTES.

- 7. Large round erythrocyte with distinct bipolar nucleus.
- 8-9. Smaller erythrocytes with oblong nuclei.
- 10. Large erythrocyte with large nucleus. Above four, Ehrlich-Biondi.
- 11. Round erythrocyte, Ehrlich's neutrophile stain.

## EOSINOPHILE LEUCOCYTES.

- 12. Average size. Ehrlich-Biondi. Oc. 3.
- 13. Larger. Ehrlich-Biondi. Oc. 3.

## POLYMORPHOUS LEUCOCYTES.

All stained with Ehrlich-Biondi and washed with oxalic acid solution in water. (Except 18b and 19, which are toluidine stains.) Oc. 3.

14. The granosphere is starlike and encloses an archosome with two centrosomes separated by a light colored bar.

15. The granosphere is less distinct, and the archosomes are entirely separated, one containing two, the other one centrosome.

16. The granosphere is small but distinct, rounded in outline. The two archosomes are separated.

17. Granosphere not distinct. Three archosomes, one of which has two centrosomes.

18a. The center of a leucocyte; the nucleus is not figured; the granosphere is starlike; the archosome is round, with three centrosomes of unequal size. Ehrlich-Biondi.

18b. The center of a leucocyte; the nucleus not figured; the granosphere is stained pink; the cytoplasm is bluish; the archosome is not entire, but is broken up into several semiglobular zones; centrosomes not stained. Toluidine.

18c. A leucocyte with three separate archosomes. Ehrlich-Biondi.

19a. A large polymorphous leucocyte; granosphere is stained pink; two centrosomes. Toluidine.

19b. A large leucocyte with pink granosphere. Centrosome not stained. Toluidine.

20. A mononucleary leucocyte stained with Ehrlich-Biondi, the deep staining showing presence of hæmoglobin.



## FUSIFORM CORPUSCLES WITH PLASMOCYTOBLASTS—21 TO 39.

All are stained with toluidine, excepting fig. 36, which is stained with Ehrlich-Biondi. In the following the plasmocytoblasts will be referred to simply as pcb.

21. The nucleus is rounded and in a fair state of preservation as regards the outline. There is only one pcb. at the upper pole (*a*), showing the spheres arranged as cones, one above the other. The smallest and lowest down is the somosphere, in which are seen three dark separated centrosomes. All the spheres, except the plasmosphere and hyalosphere, are stained violet, the latter are blue or bluish. At the lower pole (*b*) is seen a crescent-shaped fragment of granospheroplasm, also stained violet. The plasmosphere and hyalosphere extend around the left side of the nucleus, but cannot be traced along the entire right side. Oc. 3.

22. The nucleus shows advanced degeneration; the plasmosphere and hyalosphere extend all around. At the upper pole the archosome has advanced far upward into the crescent-shaped large granosphere. Here is seen one centrosome. At the lower pole an indistinct archosome is visible. The nucleus shows a distinct polarity, the pole being marked with a white spot. Oc. 2.

23. The nucleus shows a strong polarity. At the upper pole is a large pcb. in which the granosphere is very narrow, stained violet. The whole archosome is far advanced. The centrosphere is almost unstained. The somosphere is large, with two distinct centrosomes. At the lower pole there is a crescent-shaped granosphere without archosome. Oc. 2.

24. The nucleus is in an advanced state of degeneration. A plasmocyte is nearly ready to separate at the upper pole, having left a crescent-shaped residue of granosphere. A similar crescent of granosphere is seen at the lower pole, but without archosome. Oc. 2.

25. The nucleus is in an advanced stage of disintegration. The upper pole contains a pcb. which has changed into a plasmocyte which is almost ready to separate. The lower part of the pcb. has not yet perfected the outlines of the spheres. There is no residue of granosphere, and only one archosome. At the lower pole there is no pcb. nor any residue of granosphere.

26. The nucleus is rounded and swollen, with indications of a strong polarity. The upper pole contains one pcb. with distinct centrosomes and a starlike centrosphere. Plasmosphere and hyalosphere indistinct.

27. The nucleus is in fair state of preservation, showing a polarity. At the upper pole is a very large pcb., with the archosome far advanced towards the apex. The plasmosphere and hyalosphere are distinct all around the corpuscle. Oc. 3.

28. There are three archosomes in the pcb. at the upper pole, and one indifferently developed pcb. at the lower pole. Oc. 2.

29. There is a pcb. at each pole. The archosome is far advanced, and the spheres are differentiated. Each archosome contains two centrosomes.

30. Very similar to fig. 29, but the centrospheres are stained deep blue, while in the former they were white.

31. There is a pcb. at either pole. The archosome at the upper pole

is more advanced than the one at the lower pole. The two outer spheres are not well differentiated. Oc. 2.

32. There is a pcb. at each pole. The granosphere is everywhere violet. In the upper pcb. it is cone-shaped, the archosome is moving upwards. The centrosphere is pale white and very narrow. The somosphere is deep blue, with darker centrosomes. The lower pcb. is much further advanced than the upper one. The granosphere is starlike, and the centrosphere is more distinct than the one in the upper archosome. The upper archosome contains three centrosomes, the lower one apparently but one.

33. The pcb. are very large, but the inner spheres are not well differentiated. In the upper pcb. (a) there is only one archosome, while in the lower (b) there are three archosomes. Oc. 4.

34. Two pcb., one at each pole. The one at the upper pole is more advanced than the one at the lower pole. The centrospheres are white, the somospheres blue, and the centrosomes dark blue. Oc. 4.

35. There are two pcb., one at each pole. The granospheres are light violet, the centrospheres deeper violet, while the somospheres are pale. In the upper somosphere we see two separated centrosomes, while in the lower one (b) they are too close to be distinguished. Observe the star-shaped centrosphere at the upper pole, while the one at the lower pole is conelike. The former is probably an indication of amoeboid movement.

36. There are two distinct pcb., but only the upper one is of normal size. This one contains three separate archosomes, each surrounded by a concentrating granosphere, and each with a single centrosome. The lower pcb. has spread out, enclosing about half the circumference of the nucleus. In this lower pcb., also, the archosomes have separated, each having a single centrosome. The pale spheres are probably centrospheres. The nucleus is in fair preservation, showing a strong polarity. Ehrlich-Biondi. Oc. 3.

37. This is a very large nucleus with a dissolving pcb. at the pole. Probably the two poles have been brought together, at any rate, the appearance is a very irregular one. There are three growing plasmocytes in various stages of development. The lowest one is almost ready to separate as a fully developed plasmocyte, containing apparently three archosomes. The young plasmocyte to the left is the least advanced of all; the nucleus is in a high state of disintegration and unusually swollen. Oc. 3.

38a. In the fusiform corpuscle the lower pcb. has almost separated, and the independent plasmocyte is all but ready. It is connected with the fusiform corpuscle by a long narrow shaft of plasmosphere. It contains two archosomes, the lower one of which is much the larger. The granosphere is narrow, and differentiated deep blue. The centrosphere is very large and pale blue, containing a paler white zone with a few darker rays and a few small central bodies. The large inner white zone is not easily explainable, except as a part of the centrosphere. The dark round spot at the lower margin is also of doubtful nature. The smaller archosome contains a distinct centrosome. There is a residue of crescent-shaped granosphere at the lower pole. The upper pcb. is probably dormant.

## PLATE II.

38b. The plasmocyte is almost ready to separate. The nucleus is in a far advanced stage of decomposition. The centrosphere contains three very distinct centrosomes; there is no somosphere.

39. The plasmocyte is almost fully developed; there is a residue of crescent-shaped granosphere at the pole; only part of the nucleus is indicated. The plasmocyte contains two archosomes, one of which is imperfect, but with a distinct centrosome. In the larger plasmocyte the granosphere is dark violet; the centrosphere pale violet, with a dark somosphere. There are parts of somosphere and centrosomes scattered along the edge of the centrosphere, as is sometimes the case. The pale ring around the granosphere is the hyalosphere.

## PLASMOCYTES.

All these figures are shown with Oc. 4, excepting 46, 50, 51, 58 and 76. The stain used for most of the figures was toluidine; Ehrlich-Biondi for 54, 62, 67, 78; eosin-methyl blue "O" for 48, 49, 59; and for figures 82, 83 and 84 Zeiss Apochrom.

40. The granosphere is very long, and the hyalosphere is much wider than is generally the case. The pale violet, almond-shaped zone in the darker granosphere is the centrosphere. The centrosomes and somosphere are not segregated. The thin blue fringe along the margin is the plasmosphere.

41. Showing a long, armlike, amoeboid projection. The hyalosphere is not differentiated; the granosphere is deep violet; the centrosphere is round and white, with a central centrosome. There is a small centrosome with centrosphere, but without granosphere, in the lower right margin.

42. A plasmocyte, crescent-shaped, with two archosomes, but only one granosphere. The inner spheres are not well differentiated.

43. A starlike plasmocyte with poorly differentiated archosomes. It is probable that these two figures, 42 and 43, as well as 78, represent plasmocytes in degeneration, none of the spheres having properly responded to the stains.

44. A very perfect plasmocyte with well differentiated spheres. The granosphere is dark violet and contains two archosomes, the upper one of which is very small; the lower one is large, with a very large oval centrosphere, which shows different layers of plasma; in the center is a square somosphere with four centrosomes.

45. A large, starlike plasmocyte, with a dark, round granosphere. The centrosphere, which is differentiated and irregular, is seen at the lower margin; it contains blotches of somosphere and a round, ringlike centrosome.

46. A starlike plasmocyte with dark and narrow granosphere. The large, paler, inner zone is the centrosphere, and the innermost darker zone is the somosphere with centrosomes.

47. A very perfect plasmocyte, with a narrow rim of violet granosphere. The centrosphere is very large, stained pale blue. The inner somosphere is pale whitish, with a few, small centrosomes in the center.

48. This is a somewhat abnormal, but well differentiated plasmocyte. Eosin-methyl blue "O." The hyalosphere is pure white. The large, pale pink zone is of doubtful character, possibly only part of the hyalosphere. In

this case the granosphere is a very narrow, deep blue zone, which surrounds the large, paler blue centrosphere. The somosphere is dark blue, with a bright pink and very large food-granule. The explanation of these spheres is, however, only tentative.

49. A very typical plasmocyte. Eosin-methyl blue "O." The hyalosphere is pink; the granosphere deep blue; the centrosphere is large and pink, while the inner somosphere is starlike and blue, with a few dark centrosomes.

50. The principal interest in this figure is the starlike centrosphere, containing a few dark centrosomes. Compare fig. 26, where a similar form of centrosphere is seen.

51*a* and *b*. Two starlike plasmocytes. In *a* the granosphere is very narrow and the centrosphere very large. In *b* the archosome is not well differentiated.

52. A round plasmocyte, well differentiated, but not deeply stained. The pale, rather poorly defined centrosphere contains three very distinct centrosomes of different sizes.

53. The granosphere contains two distinct zones, the inner of which is deep violet. The centrosphere is paler violet. The darker center is the somosphere, with a few very indistinct centrosomes.

54. Stained with Ehrlich-Biondi, showing poor differentiation. The centrosomes lie at one edge of the oblong centrosphere.

55. A fully grown plasmocyte. The granosphere contains concentric layers of denser cytoplasm. The centrosphere is denser violet. The centrosomes are arranged in a crescent along the margin of the somosphere.

56. An oblong plasmocyte, with at least three archosomes imbedded in the granosphere. There are two small centrospheres to the left and one very large one to the right, the latter extending half across the granosphere. The large round globules must be explained as centrosomes with somospheres; the smaller, dark granules are of doubtful nature.

57. The hyalosphere is unusually large; the granosphere is violet. There is one large centrosphere, with two distinct centrosomes.

58*a*. In this plasmocyte the three centrosomes are remarkably distinct, and of different sizes. The paler sphere is the centrosphere, there being no distinct somosphere. The granosphere is deep blue, darker at the left side.

58*b*. A plasmocyte of very much the same nature as the last, only much larger. Here also the centrosomes are distinct and the somosphere is not stained.

59. I have referred to this figure in the text as possibly representing a plasmocyte surrounded by a membrane. It is remarkable in showing no frayed plasmosphere and no clearly differentiated hyalosphere. The dark blue sphere is the granosphere. The round pink one is the centrosphere. The centrosome is seen clearly in the center, as a very small dot.

60. An oblong plasmocyte with four distinct centrosomes. The granosphere is narrow and very dark; the centrosphere is paler and large; the rectangular field in the center is either only a part of the centrosphere or a greatly extended somosphere.

61. A plasmocyte with two archosomes, one of which contains two cen-

trosomes. The thin, narrow, blue zone around the centrosomes is the somosphere. Both archosomes lie in a common granosphere.

62. A plasmocyte stained with Ehrlich-Biondi. The stain has not been particularly successful, but the figure is interesting on account of the two separate centrosomes, or somospheres.

63. A plasmocyte with two separate archosomes. This plasmocyte appears to be in a state of degeneration.

64. A plasmocyte with two archosomes, or rather with two separating plasmocytes. The lower one is indifferently stained and possibly in degeneration; the upper one is most intensely differentiated, and possesses two additional spheres; probably the centrosphere stained pale blue, which has been divided up by the addition of some foreign substance.

65. A plasmocyte with two archosomes in one common granosphere. The upper archosome, which contains a single centrosome, is stained differently from the lower one. In this lower one there are three centrosomes in a crescent zone of somosphere.

66. A plasmocyte with three archosomes in a common granosphere. The paler zones are the centrospheres. The lower one of these contains a large somosphere and a centrosome.

67. Stained with Ehrlich-Biondi and unusually well differentiated for this stain. There are four archosomes, but the hyalosphere is only differentiated around one, which contains three distinct centrosomes.

68. A star-shaped plasmocyte with three large archosomes, each one surrounded by its granosphere. An additional smaller archosome, indifferently stained, is seen at the lower right margin.

69. A large plasmocyte with two archosomes, stained differently. The one to the left is more perfect, with a large irregular centrosphere, at the lower edge of which are seen two large centrosomes. This plasmocyte may be best explained as having been formed of two, joined together by the plasmosphere, as the hyalospheres are not continuous.

70. A plasmocyte with two archosomes with distinct differentiation. The one to the left contains a centrosome superposed on an erythrocyte.

71. Another plasmocyte with two archosomes, each containing a centrosome, centrosphere, and granosphere.

72. A compound plasmocyte, consisting of a common plasmosphere, and a common hyalosphere; but with three separate granospheres, each with an archosome.

73. A large plasmocyte. In the granosphere we find the centrosphere without centrosomes, but at its left upper margin are seen differently staining granules, probably foreign matter, reminding one of the brown sphere in fig. 64. The other dark patches may be explained as centrosomes and somospheres.

74. On one side of the inner white zone are seen a few dark granules of doubtful nature, possibly centrosomes. The other inner spheres are not easily recognizable.

75. In this plasmocyte the central part contains what greatly resembles chromosomes, and it is possible that there is an effort to establish a nucleus from accidental nuclear matter. There are three faintly differentiated archosomes in the common granosphere.

76. A plasmocyte observed in 0.6 per cent. salt solution, showing amœboid projections of cytoplasm.

77. In this interesting plasmocyte the granosphere is divided by the bar-like centrosphere. Along the edge of the latter is seen on either side a somosphere, each with two centrosomes.

78. A plasmocyte in a very advanced stage of disintegration.

79. A plasmocyte showing phagocytosis. In the granosphere we see to the left two archosomes, each with three centrosomes connected by a narrow zone of somosphere. In the center of the granosphere is seen a small erythrocyte partly involved by granospheroplasm. In the erythrocyte is seen a large, round disk, a parasitic plasmodium, *Hamapium riedyi*, common in the blood of *Batrachoseps*, the life-history of which I expect to publish soon.

80 and 81. Two plasmocytes with very refractive food globules in the somosphere. The centrosome and somosphere, when visible, are always situated close to the margin, never in its central mass. In this plasmocyte the centrosphere is the oblong, blue zone. Zeiss Apochrom. 3 mm., Oc. 8.

82. A large plasmocyte with three separate amœboid centrospheres. Two of these possess a single somosphere with centrosomes, while the middle centrosphere possesses two separate somospheres. One of the somospheres is crescent-shaped and the centrosomes are in the budding stage. Zeiss Apochrom. 3 mm., Oc. 8.

83. A large plasmocyte with amœboid centrospheres and ring-shaped somosphere. In the latter are seen three budding centrosomes connected by a thin rod of centrosomal matter. The substance enclosed by the granospherical ring is more refractive and probably composed of food supply which is being digested by the somosphere. Zeiss Apochrom. 3 mm., Oc. 12.

84. This is possibly a degenerating, intensely staining form of plasmocyte. The two outer spheres are almost disintegrated, while the granosphere is strongly and globularly granulated, staining intensely. There are three somospheres, one with budding centrosomes.

#### STAINS.

EOSIN. James W. Queen & Co., Philadelphia, U. S. A. Already mixed and in solution. Composition unknown.

THIONIN. Actien-Gesellschaft f. Anilin-Fabrikation. Berlin (66,711). 1 per cent. watery solution, with 10 per cent. alcohol.

TOLUIDINE, BLUE EXTRA. Actien-Gesellschaft f. Anilin-Fabrikation. Berlin (66,711). 1 per cent. watery solution, 10 per cent. alcohol.

EHRLICH-BIONDI. From C. C. Riedy, San Francisco. *Rubin S.* (No. 243); *Methyl-Grün-Kryst* (No. 99); *Orange G.* (3884); all from Actien-Gesellschaft f. Anilin-Fabrikation. Berlin (38,242). Solution acidified with oxalic acid.

METHYLENE BLUE "O," Patent. Badische Anilin and Soda-Fabrik. Ludwigshafen, Germany (9038). 1 per cent. watery solution, alcohol 10 per cent.

All the stains were supplied by C. C. Riedy, San Francisco. The numbers in parenthesis refer to manufacturer's order number.











# PUBLICATIONS OF THE ACADEMY.

## BULLETINS (Octavo).

Vol. I (1884-1886), Nos. 1-4*	\$5.00
" I (without No. 2).	3.50
" II (1886-1887), Nos. 5-8	3.50

\*Of Bulletin No. 2, "On the Morphology of Colemanite," only a very small edition was published. Vol. I is paged consecutively without it.

## MEMOIRS (Quarto).

Vol. I, No. 1 (1868)	\$1.50
" 2 (1868), out of print.	
" II, " 1 (1888)	.75
" 2 (1888)	1.00
" 3 (1894)	2.00
" 4 (1895)	2.50
" 5 (1896)	2.50

## OCCASIONAL PAPERS (Octavo).

Vol. I (1890)	\$3.00
" II (1890)	2.50
" III (1893)	5.00
" IV (1893)	3.00

## PROCEEDINGS (Octavo).

### FIRST SERIES.

Vol. I (1854-1857), out of print.	
" II (1858-1862), out of print.	
" III (1863-1868), parts 1, 2, 3, 4 and 5, out of print.	
" IV (1868-1872), parts 1, 2, 3, 4 and 5, part 5 out of print.	
" V (1873-1874), parts 1, 2 and 3.	\$3.50
" VI (1875)	2.00
" VII (1876), part 1 (volume complete)	1.75

### SECOND SERIES.

Vol. I (1888), parts 1 and 2	\$3.50
" II (1889)	3.50
" III (1890-1892), parts 1 and 2	3.50
" IV (1893-1894), parts 1 and 2	3.50
" V (1895), parts 1 and 2	5.00
" VI (1896)	4.50

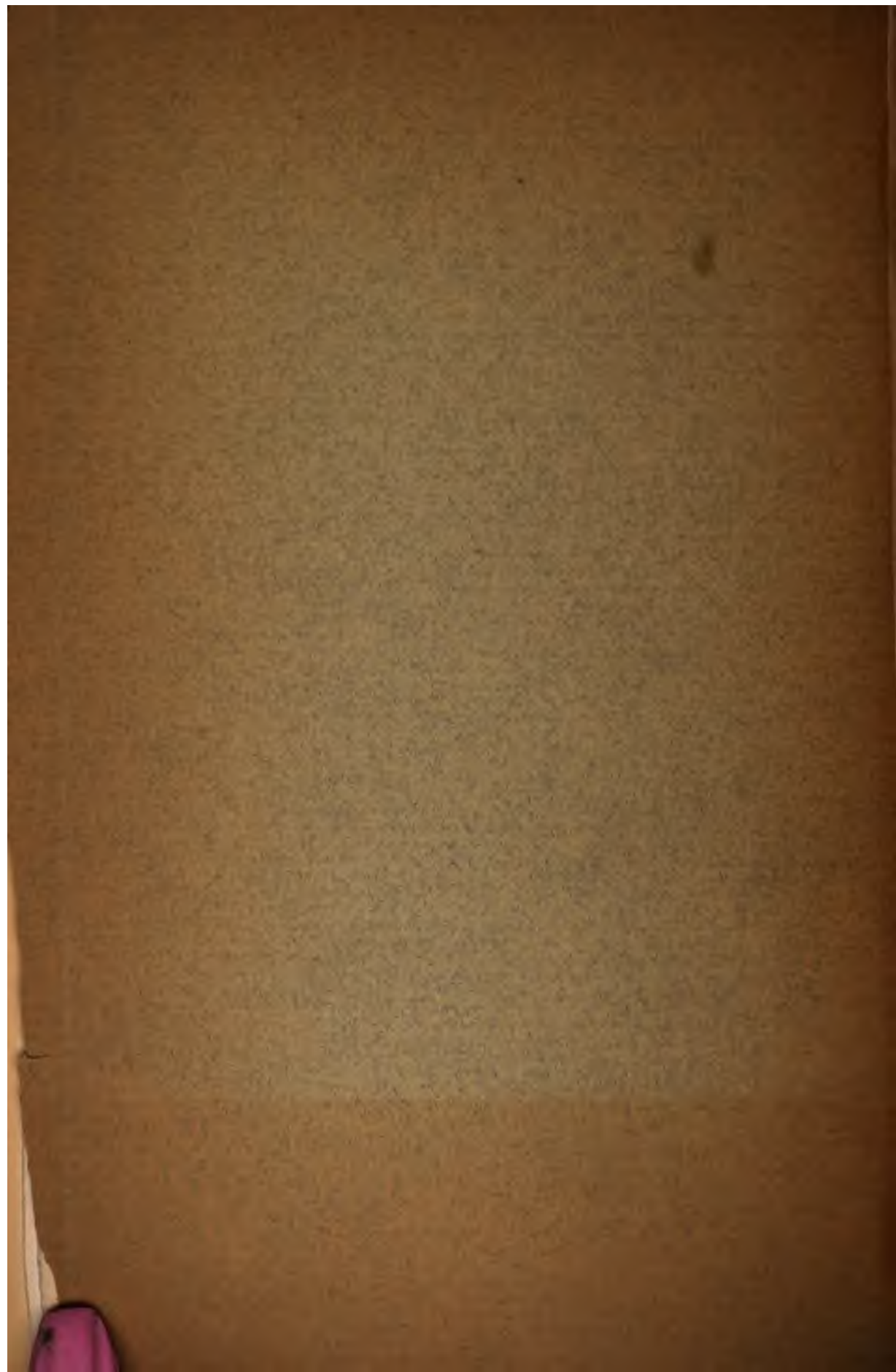
### THIRD SERIES.

Zoology, Vol. I, No. 1—Plasmocytes; the Survival of the Centrosomes and Archoplasm of the Nucleated Erythrocytes, as Free and Independent Elements in the Blood of <i>Batrachoseps attenuatus</i> Esch. By Gustav Eisen, Ph. D.	\$1.00
Zoology, Vol. I, No. 2— <i>Diemyctylus torosus</i> ; The Life-History and Habits of the Pacific Coast Newt. By William E. Ritter.	.50
Geology, Vol. I, No. 1—The Geology of Santa Catalina Island. By William Sidney Tangier Smith.	.50

All subscriptions, applications for exchanges, and inquiries concerning the publications should be addressed to

J. O'B. GUNN,

Corresponding Secretary,  
California Academy of Sciences,  
San Francisco, California.



19552

# Das Blutgefäßssystem

von

*Ambystoma maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*;

mit Betrachtungen

über den

Ort der Athmung beim lungenlosen *Spelerpes fuscus*.

13

Von

**Emil Bethge.**

Mit Tafel XLII und XLIII.

Separat-Abdruck aus »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«. LXIII. 4.)

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1898.



89562<sup>e</sup>

# Das Blutgefäßssystem

VON

*Ambystoma maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*;

mit Betrachtungen

über den

Ort der Athmung beim lungenlosen *Spelerpes fuscus*.

13

Von

**Emil Bethge.**

Mit Tafel XLII und XLIII.

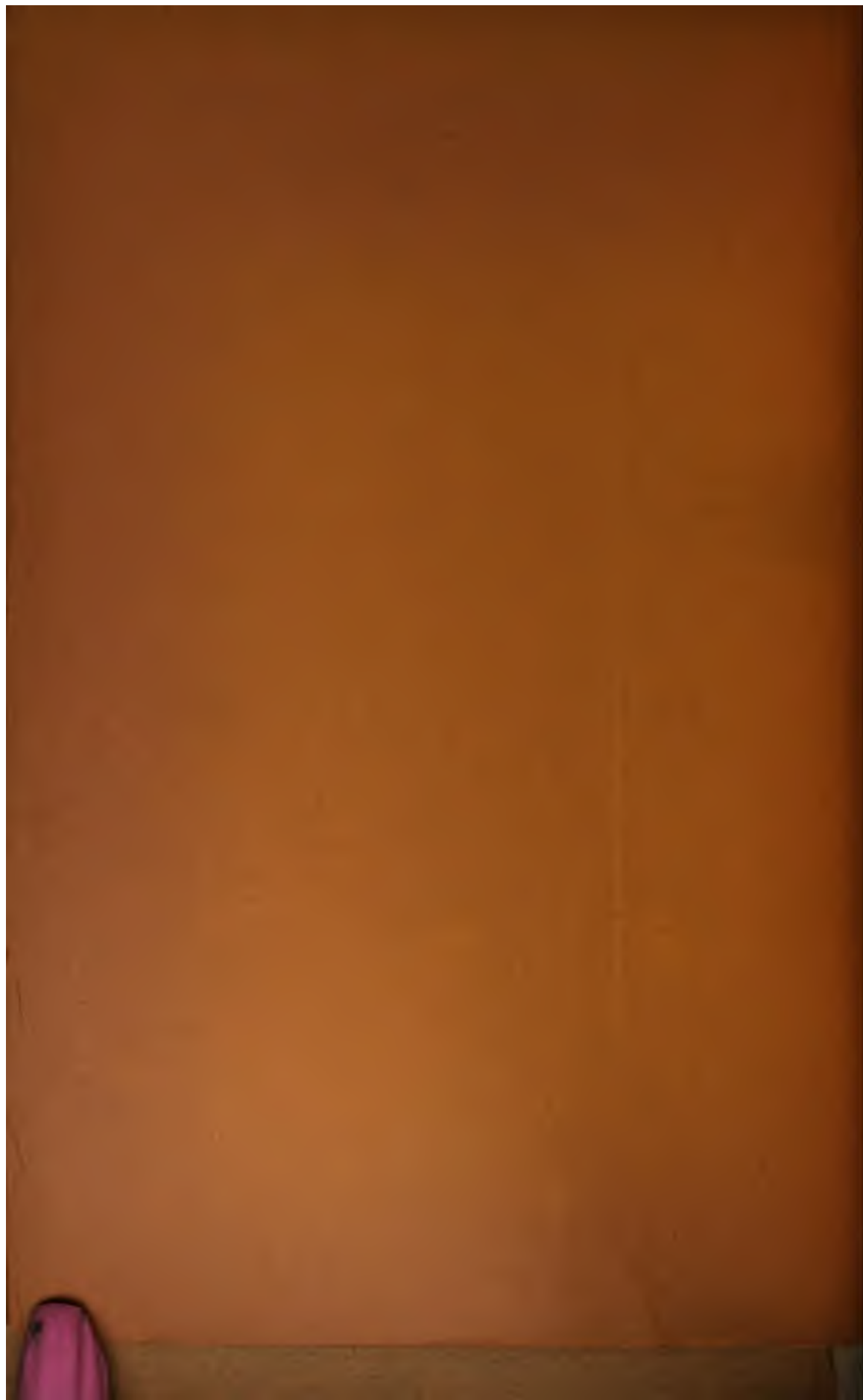
Separat-Abdruck aus »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«, LXIII. 4.)

---

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1898.





**Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculata, Triton  
taeniatus und Spelerpes fuscus; mit Betrachtungen über  
den Ort der Athmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus.**

Von  
**Dr. Emil Bethge.**

---

**Mit Tafel XLII und XLIII.**

---

Die in Nachstehendem mitgetheilten Untersuchungen wurden im Zoologischen Institute der Universität Halle-Wittenberg während der letzten drei Semester (Sommer-Semester 1896 bis Sommer-Semester 1897) angestellt. Ich will auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. GRENACHER für das Interesse, das er an meinen zoologischen Studien und besonders an dieser Arbeit nahm, und für die bereitwillige Beschaffung des Materials meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Nachdem vor wenigen Jahren das Fehlen der Lungen bei mehreren Salamander-Arten festgestellt worden war, musste natürlich auch der Frage näher getreten werden, auf welche Weise diese landlebenden, lungenlosen Thiere ihr Sauerstoffbedürfnis befriedigen. Herr Privatdocent Dr. BRANDES, der die Anatomie einer großen Reihe von lungenlosen Salamandern untersucht und mehrere Exemplare des interessanten italienischen Höhlensalamanders (*Spelerpes fuscus*) lebend beobachtet hatte, hielt es für wünschenswerth, dass von morphologischer Seite aus eine einschlägige Untersuchung unternommen werde, besonders weil ihm die von physiologischer Seite angestellten Versuche und die daraus gezogenen Folgerungen keineswegs einwandfrei und überzeugend schienen.

Ich bin Herrn Dr. BRANDES zu großem Danke verpflichtet, dass er nicht nur zu meinen Gunsten auf die weitere Verfolgung dieser Frage verzichtete und mir die eingehende Untersuchung anvertraute, sondern dass er auch an dem Fortgange meiner Studien den regsten Antheil nahm und mich mit seinem Rathe in jeder Hinsicht auf das wirksamste unterstützte. Auch der Gräfin Fräulein Dr. MARIA

VON LINDEN, die während des Winter-Semesters 1896/97 Herrn Dr. BRANDES vertrat, habe ich aufs herzlichste zu danken besonders für ihre liebenswürdige Mühewaltung bei den sehr schwierigen Injektionen, deren Gelingen ich zum größten Theil ihrer außerordentlichen Geschicklichkeit zu danken habe.

Injicirt wurde mit warmer Masse, Gelatine mit Preußisch Blau oder Chinesisch Zinnober. Davon eignete sich die blaue Injektionsmasse besonders für mikroskopische Präparate, während für makroskopische Untersuchungen die Zinnoberinjektion vorzuziehen war. Es wurden stets Totalinjektionen ausgeführt, indem die Kantile in den Konus eingebunden wurde, eine Manipulation, die bei *Spelerpes* wegen der Enge des Konus mit großen Schwierigkeiten verknüpft war.

Von lungenlosen Salamandriden stand mir nur *Spelerpes fuscus* zur Verfügung. Die Untersuchung hatte einerseits den Verlauf der größeren Gefäße festzustellen, andererseits die Vertheilung der Kapillaren, besonders derjenigen, die geschickt sind, Sauerstoff aus der Luft aufzunehmen. Zur Vergleichung musste naturgemäß der Kreislauf der Lungen-Salamander herangezogen werden; ich wählte dazu *Salamandra maculata* und *Triton taeniatus*, die in hinreichender Menge leicht zu beschaffen waren. Aber bald stellte es sich heraus, dass das über den Gefäßverlauf der Salamandriden Bekannte durchaus unzureichend genannt werden muss. Daher war ich genöthigt, vor Allem erst einmal den Verlauf der größeren Gefäße bei *Salamandra maculata* und *Triton taeniatus* festzustellen, sodann zu untersuchen, wie sich die Kapillaren bei diesen Formen verhalten an Stellen, wo Athmung möglich ist. Die Fragestellung also lautet:

1) Wie verlaufen die stärkeren Blutgefäße bei den lungenlosen Salamandriden, und in wie fern unterscheidet sich ihr Verlauf von dem der Lungen-Salamander?

2) Wie verhalten sich die Kapillaren in der Haut und in denjenigen Theilen, die von der atmosphärischen Luft umspült werden, bei lungenlosen Salamandriden, und wie unterscheiden sich diese Verhältnisse von denen der Lungen-Salamander?

---

Um uns die nöthigen Vergleichsobjekte zu beschaffen, müssen wir aber zuerst das Gefäßsystem von Lungen-Salamandern genau kennen lernen. Ich schildere daher zuerst die Ergebnisse meiner Untersuchungen an *Salamandra maculata* und *Triton taeniatus*.

***Salamandra maculata.***

(Taf. XLII, Fig. 1.)

Aus dem Bulbus arteriosus gehen jederseits vier, seltener drei Arterienbögen hervor. Der erste (*I*)<sup>1</sup> endet in der Carotidendrüse, aus der zwei Gefäße entspringen, die Arteria carotis interna (*ci*) und die Arteria carotis externa (*ce*). Die erstere geht um den Ösophagus herum, verläuft eine kurze Strecke auf der Schädelbasis und dringt dann in die Schädelhöhle ein (Taf. XLIII, Fig. 10 *ci*). Auf ihrem Wege giebt sie dünne Äste an Pharynx und Gaumen ab. Die Arteria carotis externa (*ce*) tritt an die Zungenbeinbögen heran und spaltet sich hier; ein Zweig zieht am Zungenbein entlang zur Zunge, der andere versorgt die Muskeln des Zungenbeinbogenapparates, sendet einen Ast an die Haut und vereinigt sich schließlich in der Unterkieferspitze mit dem gleichwerthigen Gefäß der anderen Seite.

Der zweite (*II*) und dritte (*III*) Arterienbogen vereinigen sich an der lateralen Seite des Ösophagus zur Aortenwurzel. Aus dem zweiten Bogen entspringt häufig ein dünnes Gefäß, das sich auf der Kehlhaut verzweigt.

Der vierte Arterienbogen (*IV*), der mit dem dritten durch den Ductus Botalli verbunden ist, setzt sich in die Arteria pulmonalis (*p*) fort. Aus dieser und auch häufig aus dem Ductus Botalli geht ein schwaches Gefäß ebenfalls an die Kehlhaut. Einige Seitenäste der Pulmonalarterie verzweigen sich auf der ventralen, ein Zweig auf der dorsalen Seite des Ösophagus.

Die Aortenwurzel (Taf. XLIII, Fig. 10 *aow*) greift nach vorn um den Ösophagus herum gegen die Wirbelsäule und vereinigt sich hier mit der Aortenwurzel der Gegenseite zur Aorta (*ao*). Vorher giebt sie in ihrem mittleren Theil ein Gefäß ab, die Arteria maxillaris externa<sup>2</sup> (Fig. 10 *me*), die zum Kieferwinkel zieht und sich hier spaltet; der stärkere Zweig, den ich in der Fig. 10 mit einem Kreuz bezeichnet habe, zieht an dem Unterkieferknochen entlang, der schwächere verästelt sich auf dem Oberkiefer.

In einiger Entfernung von der Arteria maxillaris externa entspringt aus der vorderen Wand der Aortenwurzel ein Gefäß, das sofort nach unten umbiegt und sich dann an den Wirbeln entlang nach hinten zieht, die Arteria vertebralis collateralis (Fig. 1 und 10 *vc*). An der

<sup>1</sup> Die in Klammer befindlichen Zahlen und Buchstaben beziehen sich auf die in der Überschrift genannte Tafelfigur.

<sup>2</sup> J. HYRTL, *Cryptobranchus japonicus*. Schediasma anatomicum. Wien 1865.

Umbiegungsstelle, also gleich im Anfang, entsteht aus der Arteria vertebralis collateralis ein Gefäß (Fig. 10 o), das sich in der Gaumendecke verästelt und auch Zweige an das Auge abgibt; ECKER<sup>1</sup> beschreibt beim Frosch ein analoges Gefäß, das er Arteria occipitalis nennt. Die Arteria vertebralis durchdringt die Öffnungen an der Basis der Querfortsätze, die HATSCHEK-CORI<sup>2</sup> abbildet, und giebt hier jedes Mal einen Seitenzweig, Ramus costalis (*rc*) ab, der an den Rippen entlang verläuft, die Muskeln durchdringt und sich mit seinen letzten Verästelungen auf der Haut ausbreitet. In gleicher Vertheilung findet man auch Rami dorsales, die Muskeln und Haut des Rückens versorgen. Die Arteria vertebralis collateralis setzt sich bis in die Spitze des Schwanzes fort und communicirt in ihrem ganzen Verlaufe durch Verbindungsgefäße mit der Aorta.

Aus der Aorta (*ao*) entspringen in der Höhe der vorderen Extremitäten die Arteriae subclaviae (*sc*) und geben am Schultergürtel angekommen je einen ziemlich starken Ast an die Haut ab, die Arteria cutanea magna (*cm*), die zuerst in gleicher Richtung, wie die Arteria subclavia verläuft, dann umbiegt und in der Längsrichtung des Thieres nach hinten zieht. Sie giebt nach beiden Seiten zahlreiche Seitenzweige ab und verschmilzt in der Mitte des Rumpfes mit der Arteria epigastrica (*e*), die ihren Ursprung aus der Arteria iliaca communis (*ic*) nimmt und deren Seitenäste sich ebenfalls auf der Haut verzweigen.

An der Ursprungsstelle der Arteriae subclaviae entsteht aus der Aorta die Arteria gastrica anterior (*ga*), ein dünnes Gefäß, das sich auf dem Magen und Ösophagus verästelt. Im weiteren Verlaufe giebt die Aorta Zweige an den Magen, das Mesenterium, die Leber, an den Mitteldarm und den Enddarm ab; sie versorgt weiter die Geschlechtsorgane und die Nieren; zu den hinteren Extremitäten sendet sie die Arteriae iliacae (*ic*).

Die Venen vereinigen sich, bevor sie in den Sinus venosus (*sv*) eintreten, zum Ductus Cuvieri, der auf der linken Seite sehr kurz ist oder auch ganz fehlt. Das Blut der Kopf- und Halsregion wird durch die Vena jugularis externa (*ie*) und die Vena jugularis interna (Taf. XLII, Fig. 1 und Taf. XLIII, Fig. 10 ii) herbeigeführt.

Die Vena jugularis externa entsteht aus der Vena lingualis (*l*) und zwei Gefäßen, von denen das eine aus den Geweben des Unter-

<sup>1</sup> ECKER, Die Anatomie des Frosches. Abth. 2. Freiburg i. B. 1881.

<sup>2</sup> HATSCHEK-CORI, Elementarkurs der Zootomie. Jena 1896. Taf.

kiefers und dem vorderen Theil der Kehlhaut seinen Ursprung nimmt, während das andere aus den Kapillaren des Pharynx hervorgeht, sich dorsal von den Arterienbögen auf den Pharynx ausbreitet und vielleicht Vena pharyngea (*ph'*) zu nennen sein dürfte. Die Vena lingualis beginnt in der Zunge, zieht am Zungenbein und dem letzten Zungenbeinbogen entlang und bildet über den Arterienbögen ein Rete mirabile.

Die Vena jugularis interna (*ii*) entsteht aus dem Kapillarnetz, das sich auf dem Oberkiefergaumenapparat ausbreitet, und aus Gefäßen der Schädelhöhle und des Auges. Sie wird dann verstärkt durch die Vena maxillaris superior (Fig. 10 *ms*), die das Os maxillare begleitet, und durch die Vena maxillaris inferior (Fig. 10 *mi*), die am unteren Kieferbogen entlang zieht und Äste aus dem Gewebe des Unterkiefers und aus der Kehlhaut aufnimmt. Im weiteren Verlauf empfängt die Vena jugularis interna kleine Zweige aus dem Pharynx, biegt dann um den Ösophagus herum und mündet neben der Vena jugularis externa (*ie*) in den Sinus venosus.

Das Blut der Schwanz- und Rumpfhaut wird durch eine der Haut dicht anliegende starke Vene, ich nenne sie Vena cutanea magna (*cm'*), zurückgeführt, die im Schwanze ihren Ursprung nimmt und von dort geradeswegs nach vorn verläuft, indem sie den Rückenlängsmuskel begleitet, bis sie etwa vom fünften Wirbel in einem starken Bogen zur Vorderextremität zieht, aus der die Vena subclavia (*sc'*) zu ihr stößt. Sie wendet sich dann zum Herzen und empfängt kurz vor ihrer Mündung in den Sinus ein Gefäß, das aus den Kapillaren der Kehlhaut entsteht und das ich als Vena cutanea parva (*cp*) bezeichnen möchte. In der Rumpfgegend nimmt die Vena cutanea magna jederseits sowohl aus der Haut des Rückens als auch aus der der Seitentheile Äste auf, von denen die letzteren immer zwischen zwei Rami costales der Arteria vertebralis collateralis verlaufen und desshalb vielleicht als Rami intercostales der Vena cutanea magna zu bezeichnen sind; die ersteren können Rami dorsales genannt werden.

Das Blut des Schwanzes wird durch die Vena caudalis (*c*) fortgeleitet, ein unpaares Gefäß, das mit der Aorta in dem durch die Hämaphysen gebildeten Kanal eingeschlossen ist, sich vor dem Eintritt in die Nieren spaltet und zu jeder Niere einen Ast sendet, der sich in die Venae advehentes des Nierenpfortaderkreislaufs auflöst. Ebenfalls zu den Nieren geleitet wird das Blut jeder hinteren Extremität und zwar durch die Vena iliaca (*ic'*). Diese giebt aber dicht

vor den Nieren einen Ast ab, der sich mit dem entsprechenden Ast der Gegenseite in der Medianlinie der Bauchseite zur Vena abdominalis (*a*) vereinigt, nachdem die Äste vorher noch Gefäße aus der Kloake und dem Darm aufgenommen haben. Die Vena abdominalis liegt den Muskeln der Bauchwand auf und empfängt auf ihrem Verlaufe nach vorn aus jedem Muskelsegment von jeder Seite einen Zweig; auch nimmt sie einen Ast aus der Blase auf. In der Höhe der Leber biegt sie an diese heran, nimmt vorher ein Gefäß auf, das aus den Bauchmuskeln des vorderen Rumpfes kommt, und vereinigt sich mit der Lebervene (*le*), einem Gefäße, das aus Venen des Magens, des Mitteldarmes und der Leber entstanden ist; sie löst sich beim Eintritt in die Leber in die Venae adhehentes des Leberpfortaderkreislaufs auf. Das aus den Venae revehentes entstehende Gefäß ergießt sich in die Vena cava, die aus den Venae revehentes des Nierenpfortaderkreislaufs hervorgegangen ist, die Venen der Geschlechtsorgane aufgenommen hat und außerdem mit den Kardinalvenen in Verbindung steht; letztere verlaufen längs der Wirbelsäule und münden in die Vena cutanea magna kurz vor ihrem Eintritt in den Sinus. Die Vena cava geht in das hintere Ende des Sinus venosus über. Diese zuletzt genannten Gefäße sind in der von mir entworfenen Figur nicht zur Darstellung gekommen, weil sie die Übersichtlichkeit des Verlaufes der uns besonders interessirenden Gefäße stark beeinträchtigen würden.

### **Triton taeniatus.**

(Taf. XLII, Fig. 2.)

Aus dem Bulbus arteriosus entspringen jederseits nur drei Arterienbögen. Aus dem ersten (*I*) entstehen die Arteria carotis externa (*ce*) und die Arteria carotis interna (*ci*). Erstere verläuft an dem Zungenbein entlang zur Zunge, ohne wie bei *Salamandra* ein starkes Gefäß an die Muskeln abzugeben. Die Carotis interna (*ci*) hat denselben Verlauf wie die von *Salamandra*. Der zweite Arterienbogen (*II*) bildet allein die Aortenwurzel. Der dritte Arterienbogen fehlt immer<sup>1</sup>. Der vierte (*IV*) ist mit dem zweiten nur durch einen sehr zarten Ductus Botalli verbunden. Die Arteria pulmonalis (*p*) giebt vor ihrem Eintritt in die Lunge einen Zweig an die Haut und einen oder zwei an den Ösophagus ab. Sie durchläuft die Lunge in gerader Linie und in ziemlich gleichbleibender Stärke

<sup>1</sup> BOAS, Über den Conus arteriosus und die Arterienbögen der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. VII.

bis zur äußersten Spitze. Von ihr gehen in regelmäßigen Abständen unter rechtem Winkel nach beiden Seiten Gefäße in das Lungengewebe.

Die Arteria maxillaris externa (*me*, Fig. 9), die Arteria vertebralis collateralis (Fig. 2 und 9 *oc*) und die Arteria occipitalis (Fig. 9 *o*) entstehen und verlaufen ähnlich wie bei Salamandra. Der am Unterkiefer sich hinziehende Seitenast der Arteria maxillaris externa, von dem in der Fig. 9 nur der Anfang gezeichnet und mit einem + versehen ist, giebt wie auch bei Salamandra außer an die Gewebe des Mundbodens auch zahlreiche Zweige an die Kehlhaut ab.

Die aus der Arteria subclavia (*sc*) entstehende und mit der Arteria epigastrica (*e*) verschmelzende Arteria cutanea magna (*cm*) ist sehr dünn und sendet wenig Ausläufer an die Haut.

Der Verlauf der die Eingeweide versorgenden Blutgefäße hat große Ähnlichkeit mit dem der entsprechenden Gefäße von Salamandra.

Die unpaare Vena caudalis (*c*) nimmt auch das Blut aus der Schwanzhaut auf. Vena abdominalis (*a*) und Vena cava zeigen gleiche Entstehung und gleichen Verlauf wie bei Salamandra. Wesentlich verschieden ist die Vena cutanea magna (*cm'*). Sie verläuft nicht auf dem Rücken in der Nähe der Wirbelsäule, sondern an den Seiten des Körpers, nicht weit von der Arteria cutanea magna (*cm*) entfernt; außerdem beginnt sie nicht im Schwanz, sondern erst im Rumpf, dicht vor dem Beckengürtel. Mit ihrer Lage hängt zusammen, dass ihre Rami dorsales außer aus der Rückenhaut auch Blut aus der Haut der Seitenwandungen fortführen, während die Intercostalzweige hauptsächlich das Blut der Bauchhaut aufnehmen. Im weiteren Verlaufe empfängt die Vena cutanea magna die Vena subclavia (*sc'*) und mündet gemeinsam mit der Vena cutanea parva (*cp*) in den Ductus Cuvieri.

Das Blut der vorderen Körperregion wird durch die Vena jugularis interna (Taf. XLIII, Fig. 9 *ii*) und die Vena jugularis externa (*ie*) zurückgeführt. Von den Ästen, die bei Salamandra die Jugularis externa bilden, konnte ich hier jenes Gefäß, das seinen Ursprung aus den Kapillaren der Unterkiefermuskeln und des vorderen Theiles der Kehlhaut nimmt, an keinem meiner zahlreichen Präparate nachweisen. Vielleicht wird es durch einen Seitenzweig der Vena lingualis (*l*) vertreten, der aus den Muskeln hervortritt und am letzten Zungenbeinbogen mündet.

Die Vena pulmonalis (*p'*) entsteht in der Spitze der Lunge, ver-



läuft gegenüber der Lungenarterie und nimmt von beiden Seiten Gefäße auf, die mit den Seitenzweigen der Arterie alterniren.

### ***Spelerpes fuscus.***

(Taf. XLII, Fig. 3.)

Aus dem Bulbus arteriosus entstehen jederseits nur drei Arterienbögen. Ich schließe aus den von BOAS<sup>1</sup> an Triton taeniatus und anderen Urodelen angestellten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, dass auch hier der dritte Arterienbogen verloren geht. Aus dem ersten Arterienbogen (*I*) gehen die Carotis externa (*ce*) und interna (*ci*) hervor, die gleichen Verlauf wie die entsprechenden Gefäße von Triton zeigen. Aus dem zweiten Bogen (*II*) entspringt ein dünnes Gefäß, das sich an die Haut der Kehle begiebt. Der vierte Arterienbogen (*IV*) geht in die Arteria pulmonalis (*p*) über, ohne mit dem zweiten Bogen durch den Ductus Botalli verbunden zu sein; wenigstens habe ich eine solche Verbindung nie beobachtet. Die Lungenarterie ist trotz des Fehlens der Lunge nicht verkümmert, sondern als starkes Gefäß ausgebildet, das sich auf dem Magen in mehrere starke Zweige auflöst, die durch Verbindungsgefäße mit einander communiciren. Sie giebt drei bis vier Äste an den Ösophagus und ein schwaches Gefäß an die Haut ab. Gleich nach dem Austritt aus dem Bulbus entspringt aus dem vierten Arterienbogen ein Gefäß, das unterhalb des zweiten und ersten Bogens auf dem Pharynx nach vorn zieht und sich verästelt, die Arteria pharyngea (*ph*). Bei *Salamandra* und Triton konnte ich ein solches Gefäß nicht beobachten.

Wenn die Aortenwurzel (Taf. XLIII, Fig. 8 *aow*) die Dorsalseite des Ösophagus erreicht, entspringen aus ihr in kurzer Entfernung von einander die Arteria maxillaris externa (Fig. 8 *me*), die Arteria occipitalis (Fig. 8 *o*) und die Arteria vertebralis collateralis (Fig. 8 *vc*); die Arteria occipitalis ist hier also nicht wie bei *Salamandra* und Triton ein Ast der Arteria collateralis, sondern ein selbständiger Zweig der Aortenwurzel.

Die Arteria vertebralis collateralis (*vc*) von *Spelerpes* liegt im Gegensatz zu der von *Salamandra* und Triton, wo sie durch die Löcher der Querfortsätze hindurchzieht, im Rumpf oberhalb der Querfortsätze und ist deshalb verhältnismäßig leicht frei zu präpariren. Sie communicirt mit der Aorta durch Verbindungsgefäße, von denen

<sup>1</sup> BOAS, Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1882.

die zwei oder drei vorderen merkwürdigerweise von der Aorta aus nach vorn zu der Arteria collateralis verlaufen, wodurch der Eintritt von Aortenblut nothwendig erschwert werden muss; die weiter hinten folgenden verhalten sich wie die homologen Gefäße bei Salamandra und Triton.

Die Arteria cutanea magna (*cm*) ist ein sehr dünnes Gefäß und lässt sich von der Arteria subclavia (*sc*) nur eine kurze Strecke weit verfolgen.

Ein kurzes Stück hinter den Arteriae subclaviae entspringen aus der Aorta zwei ziemlich starke Arteriae gastricae anteriores (*ga*), die sich auf den dorsalen und seitlichen Wandungen des Ösophagus und Magens verzweigen und mit den Ästen der Arteria pulmonalis durch Verbindungsgefäße communiciren.

Das Blut des Schwanzes wird nicht von einer unpaaren Caudalvene zu den Nieren geleitet, sondern durch zwei Venen (*c*), die der Wirbelsäule lateral anliegen und zahlreiche Äste aus den Muskeln und der Haut des Schwanzes aufnehmen. Kurz vor dem Eintritt in die Nieren sind sie durch ein starkes Gefäß mit einander verbunden.

Die aus den Seitenästen der Venae iliacae (*ic'*) hervorgehende unpaare Vena abdominalis (*a*) nimmt nicht nur Blut aus der Kloake, dem Enddarm, der Blase und den Leibesdecken auf, sondern empfängt auch zahlreiche Gefäße aus der Haut des Bauches, die im hinteren Rumpftheil, wo die Vene den Bauchdecken anliegt, senkrecht zu ihr verlaufen, im vorderen aber zu einem größeren, in der Längsrichtung ziehenden Gefäße vereinigt sind, das an der Stelle in die Vena abdominalis einmündet, wo sie zur Leber aufsteigt. Um die Übersichtlichkeit nicht zu stören, konnte ich die vorderen Seitenzweige der Vena abdominalis in der Fig. 3 nicht zeichnen.

Die Lebervene (*le*) empfängt außer den Magenvenen ein Gefäß, das vom Ösophagus entspringt, da, wo sich die Zweige der Pulmonalarterie an ihm verästeln, die Vena oesophagea (*oe*).

Die Vena cutanea magna (*cm'*) verläuft längs der Wirbelsäule, hat also gleiche Lage wie die von Salamandra, entsteht aber erst wie die von Triton im Rumpf vor dem Beckengürtel. Ihre Rami intercostales sind kürzer wie die von Salamandra und nehmen nur Blut aus der Haut der Seitenwandungen auf, während das Blut der Bauchhaut durch die Seitenzweige der Abdominalvene fortgeführt wird. Die Hautvene wendet sich wie bei Salamandra am fünften Wirbel im Bogen zu der vorderen Extremität, nimmt aber hier nicht die Vena subclavia auf, sondern nur ein kleines Gefäß, das aus den

Muskeln des Schultergürtels kommt. Die Vena cutanea parva (*cp*) empfängt sie noch ein beträchtliches Stück vor dem Eintritt in den Ductus.

Die Vena subclavia (*sc'*) bleibt selbständig bis zum Eintritt in den Ductus Cuvieri; sie nimmt nur ein kleines Gefäß aus den Nackenmuskeln auf.

Die Vena jugularis interna (Taf. XLIII, Fig. 8 *ii*) und externa (Fig. 8 *ie*) zeigen mit ihren Seitenästen gleichen Verlauf, wie bei Triton; es fehlt nur der aus den Muskeln kommende Seitenast der Vena lingualis.

Die Vena pulmonalis ist nicht vorhanden.

Vergleichen wir diese Resultate meiner makroskopischen Untersuchungen mit den Ergebnissen der Arbeiten anderer Forscher, so wird es sich hauptsächlich um *Salamandra maculata* und Triton taeniatus handeln, da über das Blutgefäßsystem von *Spelerpes fuscus* noch nichts veröffentlicht ist.

Die Arbeiten von BOAS<sup>1</sup> und BRÜCKE<sup>2</sup> beschäftigen sich nur mit den Arterienbögen. BOAS' Beobachtung, dass bei *Salamandra* gewöhnlich vier, bei Triton drei Arterienbögen aus dem Bulbus arteriosus hervorgehen, konnte ich bestätigen. Das von BRÜCKE bei *Salamandra* entdeckte kleine Hautgefäß, das aus dem zweiten Bogen entspringt, konnte ich bei dem gleichen Objekt und bei *Spelerpes* stets nachweisen, dagegen scheint es bei Triton nur gelegentlich vorzukommen. Dass aus dem Ductus Botalli bei *Salamandra* jederseits ein sich sofort verästelndes zartes Gefäß seinen Ursprung nimmt, welches sich zur Haut und zur Ohrdrüse des Thieres begiebt, konnte ich nur zuweilen beobachten.

Nur spärliche Angaben über das Blutgefäßsystem sind im Text der Arbeit von RUSCONI<sup>3</sup> enthalten; in seinen Figuren erkenne ich vor Allem eine zahlreiche Seitenzweige abgebende Arteria cutanea magna.

Bei WIEDERSHEIM<sup>4</sup> findet sich ein Schema vom Arteriensystem

---

<sup>1</sup> BOAS, Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1882.

<sup>2</sup> BRÜCKE, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Gefäßsystems bei Amphibien. Denkschr. der kaiserl. Akad. der Wissensch. zu Wien. Bd. III.

<sup>3</sup> RUSCONI, Histoire naturelle de la salamandre terrestre. Pavia 1854.

<sup>4</sup> WIEDERSHEIM, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1888. 2. Aufl.

von Salamandra, worin aber fast nur die von der Aorta ausgehenden und für die Eingeweide bestimmten Gefäße berücksichtigt sind; eine Arteria vertebralis ist nicht gezeichnet.

HOFFMANN schildert in »BRONN's Klassen und Ordnungen der Amphibien« den Arterienverlauf im Anschluss an die Arbeit HYRTL's<sup>1</sup> und beschreibt die Arteria vertebralis collateralis, ohne aber ihre Seitenzweige zu erwähnen. Sonst beschäftigt er sich hauptsächlich mit dem Verlauf der Arterien in den Extremitäten.

Über das Blutgefäßsystem des Triton hoffte ich in einer von HOFFMANN (BRONN's Klassen und Ordnungen der Amphibien, p. 475) citirten Arbeit von H. MILNE EDWARDS, »De l'appareil circulatoire du Triton (Ann. des scienc. nat. 3. Serie. Zool. Taf. VIII. 1847) Näheres zu erfahren, musste aber leider konstatiren, dass es sich in dieser Arbeit nicht um den Molch, sondern um die Schnecke Triton (!) handelt.

Durch HYRTL's<sup>1</sup> vorzügliche Arbeit erfahren wir für *Cryptobranchus* Näheres über den Verlauf sowohl der Arteria vertebralis collateralis als auch der beiden anderen aus der Aortenwurzel entstehenden Gefäße. Es ist die einzige Arbeit, in der ich über diese Gefäße ausführlich berichtet gefunden habe. Er sagt darüber ungefähr Folgendes: »Von den beiden Zweigen, die gleich nach der Vereinigung der beiden Arterienbögen aus der Aortenwurzel hervorgehen, erstreckt sich der vordere theils oberhalb des letzten Endes des Hyoidknochens nach abwärts und vorn, theils wendet er sich zum Kieferwinkel und tritt von da in den Mundboden ein. Der innere Zweig, der von bedeutenderer Stärke ist, eilt nach innen und vorn, berührt die Basis des Schädels, das membranöse Dach des Mundes und die ihm aufliegenden Muskeln, versieht mit einem kleinen Ast den Augapfel und verzweigt sich, nachdem er in die Schädelhöhle eingetreten, im Gehirn.« Wir haben gesehen, dass die von HYRTL bei *Cryptobranchus japonicus* beschriebenen Gefäße auch den von uns untersuchten Formen nicht fehlen, bei *Spelerpes* sogar genau in der gleichen Weise verlaufen.

Über die Seitenzweige der Arteria vertebralis collateralis und namentlich über die Verästelung ihrer letzten Ausläufer in der Haut habe ich für Urodelen nirgends etwas erwähnt gefunden. An *Rana* hat ECKER<sup>2</sup> diese Seitenzweige und ihre Verästelung beobachtet.

Mit dem Venensystem der Urodelen beschäftigen sich die schon

<sup>1</sup> HYRTL, *Cryptobranchus japonicus*. Schediasma anatomicum. Wien 1865.

<sup>2</sup> ECKER, Die Anatomie des Frosches. Abth. 2. Freiburg 1881.

genannten Arbeiten von HYRTL und RUSCONI und eine neuere von HOCHSTETTER<sup>1</sup>. HYRTL behandelt in seinem *Cryptobranchus japonicus* nur die Vena portarum und die Abdominalvene genauer, RUSCONI beschäftigt sich im Text nur sehr flüchtig mit den Venen, und in seinen Figuren sind nur die Venen der Leibeshöhle berücksichtigt, und HOCHSTETTER verfolgt hauptsächlich die Entwicklung der Cardinalvenen.

Bei STANNIUS<sup>2</sup> und in BRONN's »Klassen und Ordnungen, Amphibien« ist das Venensystem der Urodelen sehr kurz behandelt. WIEDERSHEIM, der wieder ein Schema des Venenverlaufs von *Salamandra* bietet, hat in dieser Abbildung nur die Resultate von HYRTL, HOCHSTETTER und RUSCONI verarbeitet. Von einer Vena cutanea magna ist nirgends die Rede, ein Umstand, der bei der Größe dieses Gefäßes auffallend genannt werden muss. Eben so habe ich die Vena oesophagea an keiner Stelle erwähnt gefunden; auch mit dem Verlauf der Vena jugularis interna hat man sich anscheinend nicht beschäftigt.

Von besonderem Interesse erscheint das völlige Fehlen einer Vena pulmonalis bei *Spelerpes*. Anfänglich wollte es mir gar nicht einleuchten, dass dieses Gefäß gänzlich verschwunden sein sollte, da doch die Lungenarterie kräftig entwickelt ist. Als ich aber trotz der genauesten Untersuchung ein solches Gefäß nicht entdecken konnte, musste ich wohl an ein Fehlen desselben glauben. Mit diesem negativen Befund stehen nun aber auch die Resultate einer Untersuchung des Herzens der lungenlosen Salamander in schönster Übereinstimmung. G. S. HOPKINS<sup>3</sup> hat sieben Species von amerikanischen lungenlosen Salamandern untersucht und festgestellt, dass in den Atrien die Öffnung der Pulmonalvene gänzlich fehlt, und dass der Sinus venosus in den linken Vorhof mündet, während bei Lungen-Salamandern der Sinus in den rechten Vorhof und die Lungenvene in den linken eintritt. Außerdem ist bei den lungenlosen Formen die Vorhofsscheidewand von einer so großen Öffnung durchbohrt, dass von einer Trennung beider Vorhöfe im physiologischen Sinne nicht die Rede sein kann.

<sup>1</sup> HOCHSTETTER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Venensystems der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XIII.

<sup>2</sup> STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Berlin 1846.

<sup>3</sup> G. S. HOPKINS, The heart of some lungless Salamanders. Amer. Naturalist. Vol. XXX. p. 829.

Durch die makroskopischen Untersuchungen sind also vor Allem folgende Thatsachen festgestellt. Aus der Aortenwurzel entspringt an der Stelle, wo sie die Dorsalseite des Ösophagus erreicht, bei unseren drei Urodelen ein Gefäß, die *Arteria maxillaris externa* (Fig. 8, 9, 10 *me*), das sich auf dem Ober- und Unterkiefer verästelt. In kurzer Entfernung von ihm entsteht ein zweites Gefäß, die *Arteria occipitalis* (Fig. 8, 9, 10 *o*), entweder direkt aus der Aortenwurzel (*Spelerpes*) oder aus der *Arteria vertebralis collateralis* (*Salamandra*, *Triton*); diese breitet sich in dem Gewebe des Gaumens aus und dringt mit einem Aste auch in das Auge ein. Die *Arteria vertebralis collateralis* (Fig. 1, 2, 3, 8, 9, 10 *vc*), die mit der Aorta durch Verbindungsgefäße kommuniziert, giebt im Rumpfteil an jedem Wirbel einen *Ramus dorsalis* und einen *Ramus costalis* ab, deren letzte Ausläufer sich auf der Haut ausbreiten. Die *Arteria cutanea magna* (Fig. 1, 2, 3 *cm*) ist bei *Salamandra* ein ziemlich starkes Gefäß mit zahlreichen Seitenzweigen, bei *Triton* ist sie bedeutend schwächer und hat nur wenige Seitenäste, bei *Spelerpes* kann man sie von der *Arteria subclavia* aus nur eine kurze Strecke weit verfolgen. Die *Arteria pulmonalis* giebt vor ihrem Eintritt in die Lunge einen Zweig an die Haut und bei *Salamandra* mehrere, bei *Triton* ein bis zwei Seitenäste an den Ösophagus ab und durchzieht dann die Lunge in ziemlich geradem Verlauf, nach beiden Seiten zahlreiche Äste sendend. Bei *Spelerpes* ist die Pulmonalarterie trotz des Fehlens der Lunge nicht verkümmert, sondern sie ist ein kräftiges Gefäß, das wie bei *Salamandra* und *Triton* Äste an den Ösophagus und die Haut schießt, das sich dann aber auf dem Magen in mehrere Zweige auflöst. Sie kommuniziert auf der Oberfläche des Magens durch Verbindungsgefäße mit der *Arteria gastrica anterior*.

Im Rumpfe unserer drei Urodelen verläuft auf der Haut die starke *Vena cutanea magna*, die von beiden Seiten zahlreiche Zweige aufnimmt und vor ihrem Eintritt in den *Ductus Cuvieri* durch die *Vena cutanea parva* verstärkt wird. Bei *Salamandra* und *Triton* empfängt sie aus der vorderen Extremität die *Vena subclavia*, die bei *Spelerpes* direkt in den *Ductus* einmündet. Das Blut wird aus dem Ösophagus durch die *Vena pharyngea* fortgeführt, bei *Spelerpes* außerdem noch durch die *Vena oesophagea*. Bei *Spelerpes* sind zwei *Venae caudales* vorhanden; die *Vena pulmonalis* fehlt ihm.

Es ergeben sich also im Verlauf der größeren Gefäße Unterschiede zwischen den Lungen-*Salamandern* *Triton taeniatus* und *Salamandra maculata* einerseits und dem lungenlosen *Spelerpes fuscus*

andererseits hauptsächlich in der Ausbildung der Lungengefäße. Die Arteria pulmonalis hat beim Spelerpes eine andere Aufgabe übernommen; da sie nicht mehr Blut in die Lunge führen kann, damit es O aufnehme und CO<sup>2</sup> abgebe, so versorgt sie damit den Magen, der es zur Ernährung gebraucht und nicht zur Athmung, wie wir später sehen werden. Die Vena pulmonalis ist rückgebildet, da das unbrauchbar gewordene Blut aus dem Magen durch die Magenvenen fortgeführt werden kann; aus dem Ösophagus leitet die Vena oesophagea das Blut zur Lebervene. Weitere Unterschiede haben wir kennen gelernt in dem Vorhandensein einer Arteria pharyngea bei Spelerpes, in dem paarigen Auftreten der Vena caudalis, in der direkten Einmündung der Vena subclavia in den Ductus Cuvieri und in der überaus schwachen Entwicklung der Arteria cutanea magna und der damit in Korrelation stehenden kräftigen Ausbildung der Costaläste der Arteria vertebralis collateralis.

Wir gelangen jetzt dazu, das Verhalten derjenigen Kapillaren zu untersuchen, die der atmosphärischen Luft zugänglich sind. Da kommen zuerst die der Haut in Betracht. An gut injicirten Exemplaren von *Salamandra*, Triton und Spelerpes sieht man ein engmaschiges Kapillarnetz sich über den ganzen Körper ausbreiten. Es beginnt in der äußersten Spitze des Schwanzes, dringt bis in die Zehen vor, umfasst Bauch- und Rückenseite und ist auf dem Nacken und der Kehle zu finden. An Schnitten durch die Haut sieht man, dass die Kapillaren dicht unter der Epidermis liegen und von Pigment umhüllt sind. Sie umfassen die Ausführungsgänge der reichlich in der Haut vorhandenen Drüsen; bei Totalpräparaten sieht man in Folge dessen innerhalb einer Masche immer eine Drüsenöffnung. Von Kommunikationsröhren, wie sie die Gebrüder SARASIN<sup>1</sup> für Ichthyophis beschrieben haben, konnte ich nichts entdecken. Das Material ist für die Entscheidung dieser Frage aber auch nicht geeignet, da das Epithel sehr dünn ist.

Die Weite der Kapillaren ist bei den drei Species verschieden. Ich maß bei *Salamandra* einen Durchmesser von 7—12  $\mu$ , bei Triton einen solchen von 12—16, während ich bei Spelerpes 24—30  $\mu$  feststellen konnte. Ich habe diese Resultate auf Taf. XLIII in Fig. 4, 5 und 6 durch die genaue Wiedergabe dreier Präparate mittels Prisma

<sup>1</sup> Dr. PAUL und Dr. FRITZ SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. 1887—1893. Die letzten Endigungen der Blutkapillaren in den Interzellularräumen der Epidermis.

und mit der gleichen Vergrößerung zur Darstellung gebracht und kann nur noch bemerken, dass ich Individuen zur Vergleichung gewählt habe, bei denen die Injektion in gleicher Weise gut gelungen war.

Eine weitere Frage war die, ob nicht vielleicht irgend welche Theile des Darmtractus der Athmung dienen könnten. An Serienquerschnitten durch den Ösophagus erkennt man, dass die subepitheliale Lage desselben reichlich von Kapillaren durchsetzt ist, dass aber diese Kapillaren bei Salamandra und Spelerpes auch zwischen das Epithel eindringen, während dies bei Triton nicht der Fall ist. Dass das Eindringen der Kapillaren ins Epithel nicht eine Täuschung ist, indem Bindegewebe mit Blutgefäßen durch Faltung zwischen die Epithelzellen gerathen ist, sieht man besonders deutlich an Längsschnitten, wo sich das Epithel häufig auf weite Strecken abgehoben hat. Auch hier liegen die Kapillaren zwischen den Epithelzellen. Die Figuren 11, 12 und 13 auf Taf. XLIII zeigen diese Verhältnisse. Besonders zahlreich sieht man Blutkapillaren zwischen Epithelzellen bei Salamandra in der Gegend der Glottis und bei Spelerpes nicht weit vor dem Magen an einem Vorsprung, der vielleicht den letzten Rest einer früher vorhandenen Glottis darstellt.

Im Magen und Darm reichen die Kapillaren nur bis an das Epithel heran, dringen aber nicht zwischen die Zellen ein. Ihr Antheil an der Athmung wird also mindestens bei Weitem geringer sein, als im Ösophagus, wenn überhaupt noch sauerstoffreiche Luft bis hierher dringt.

Als meine Untersuchungen so weit gelangt waren, erschien eine Arbeit von MAURER<sup>1</sup> über das Eindringen von Blutgefäßen in das Epithel der Mundschleimhaut bei Amphibien. Er konstatirt die Thatsache, »dass in der subepithelialen Lage nicht das letzte oberflächlichste Kapillarnetz sich findet, sondern dass von diesem ausgehend Kapillaren auch in das Epithel eintreten, indem sie sich nicht nur zwischen die Zellen der basalen Lage, sondern noch weiter bis zwischen die Elemente der mittleren Epithellage fortsetzen, so dass sie die Becherzellen zum Theil umspülen und bis an die basale Fläche der oberflächlichen Flimmerzellen verfolgbar sind«. Bei Salamandra und Triton alpestris findet er, dass die Kapillaren stets über der basalen Zellenlage enden und nicht wie bei Rana bis in die mittleren Zellenlagen vordringen. Ich kann die Resultate für

<sup>1</sup> MAURER, Blutgefäße im Epithel. Morph. Jahrb. Bd. XXV. 1897.



*Salamandra* bestätigen und für *Triton taeniatus* ein gleiches Verhalten, wie MAURER für *Triton alpestris*, feststellen. Wie verhalten sich nun die Kapillaren in der Mundhöhle von *Spelerpes*?

Um Übersichtsbilder zu bekommen, wurden die Ober- und Unterkiefer von *Salamandra*, *Triton* und *Spelerpes* entwässert, in Xylol aufgehellt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Es zeigte sich sowohl im Gaumen als auch im Mundboden bei allen dreien ein reiches Kapillarnetz, dessen Maschen ungefähr die gleiche Weite wie die des Hautkapillarnetzes hatten (Taf. XLIII, Figg. 4, 5, 6 und Figg. 14, 15). Beim Vergleich der Figg. 15 und 5, die Theile aus dem Kapillarnetz des Mundes und der Haut von *Triton taeniatus* darstellen, fällt nun auf, dass der Durchmesser der Mundkapillaren auf Fig. 15 bei Weitem geringer ist wie der der Hautkapillaren auf Fig. 5, trotzdem die Figuren bei gleicher Vergrößerung mit Hilfe des Prismas gezeichnet sind. Ich glaube aber nicht, dass dies tatsächlich der Fall ist, schreibe diesen Unterschied vielmehr dem Umstande zu, dass das Mundkapillarenpräparat von einem mit Zinnober injicirten Thiere stammte, während das Hautkapillarenpräparat einem Thiere entnommen war, bei dem die Injektion mit Berliner Blau ausgeführt war. Da nun Berliner Blau die Gefäße bei Weitem praller füllt als Zinnober, so ist eine Differenz natürlich.

Bei *Spelerpes* zeigen die Kapillaren der Mundschleimhaut ganz eigenartige Verhältnisse. Schon mit guter Lupe erkennt man, dass sie nicht glatte Gefäße sind, sondern in ihrer ganzen Ausdehnung ein fast traubenförmiges Aussehen zeigen, an manchen Stellen so deutlich, dass man einen gemeinsamen Stiel und daran sitzende Beeren unterscheiden kann (Taf. XLIII, Fig. 14). Es erschien mir diese Ausbildung der Kapillaren zuerst so wunderbar, dass ich sie für krankhaft hielt; neue Präparate zeigten mir aber dieselben Bilder.

Auf Schnitten durch den ganzen Kopf lässt sich die Lage der Kapillaren erkennen. Wir finden ein mehrschichtiges Epithel; die Zellen der unteren und mittleren Lage zeigen unregelmäßig kubische Form, die Zellen der äußersten Schicht sind von cylinderförmiger Gestalt. Zwischen den Epithelzellen der mittleren und oberen Lage erstrecken sich Becherzellen. Die Kapillaren breiten sich nun zwischen den Zellen der basalen Lage aus und treiben Ausstülpungen zwischen die mittleren Zelllagen hinein, die häufig bis an die oberste Schicht heranreichen (Taf. XLIII, Fig. 7 a und b).

Jetzt erkenne ich auch auf der damals schon fertiggestellten Zeichnung eines Querschnittes durch den Ösophagus, dass hier ähn-

liche Verhältnisse vorliegen müssen. Mir war bei der Untersuchung des Ösophagus schon die eigenthümliche Form mancher Kapillaren aufgefallen; ich hatte derselben aber nicht weiter nachgeforscht, weil ich sie durch schlechte Injektion und ungünstige Schnittrichtung hervorgerufen glaubte. Nur in dem Bestreben, naturgetreue Bilder wiederzugeben, hatte ich genau das mikroskopische Bild mit Hilfe des Prismas gezeichnet und so auch das für ungünstig gehaltene Bild der Kapillare am Grund der Zotte (Fig. 13) mit auf die Zeichnung bekommen. Beim Vergleich der mikroskopischen Serienschnitte mit neu hergestellten Aufhellungspräparaten konnte ich jetzt mit Sicherheit konstatiren, dass im Ösophagus ähnliche Verhältnisse vorliegen wie in der Mundschleimhaut, nur dass eine so deutliche Trennung der Divertikel von den Kapillaren nicht vorhanden ist.

Eine Zeit lang hatte ich gemeint, in dieser Oberflächenvermehrung ein dem lungenlosen Spelerpes eigenthümliches Verhalten gefunden zu haben, aber das war eine Täuschung. Bei genauer Durchsicht aller einschlägigen Litteratur stieß ich auf eine alte Arbeit von LANGER<sup>1</sup>, in der ebenfalls Divertikelbildung der Kapillaren für Mundhöhle und Ösophagus des Frosches angegeben wird. Er sagt darüber: »Das Eigenthümlichste an allen den Kapillaren der Schleimhaut des Mundes und des Schlundes (mit Ausnahme jener der Zunge) bis hart an den Mageneingang heran, besteht darin, dass sämtliche mit knotigen Anhängen versehen sind. Als ich diese Eigenthümlichkeit das erste Mal sah, glaubte ich es mit engen und kurzen Verschlingungen der Röhrchen zu thun zu haben, wofür schon der wellenförmige Verlauf der Kapillaren zu sprechen schien. Bei näherer Untersuchung aber zeigte es sich, dass diese Knötchen Ausbuchtungen der Kapillargefäßwand, wahre Divertikel sind.« Über das Verhältniss der Kapillaren zum Epithel sagt er nichts, und ist auch nichts aus seinen Figuren zu ersehen; aber da er erwähnt, dass das Kapillarnetz sehr hoch liegt, kann man wohl schließen, dass die traubigen Anhänge weit ins Epithel heraufragen und dass sie es sind, die MAURER<sup>2</sup> bei seiner Untersuchung erwähnt und abbildet, ohne den seit 30 Jahren bekannten Bau der Kapillaren von Neuem zu erschließen.

<sup>1</sup> LANGER, Über das Lymphgefäßsystem des Frosches. Sitzungsberichte der math.-naturw. Klasse der kaiserl. Akad. der Wissenschaften. Bd. LV. 1. Abth. 1867.

<sup>2</sup> MAURER, Blutgefäße im Epithel. Morph. Jahrb. Bd. XXV. 1897.

Es fragt sich jetzt, welche Schlüsse wir aus den Ergebnissen der morphologischen Untersuchungen auf den Ort, wo Athmung stattfindet, ziehen können. — Schon am Anfang dieses Jahrhunderts stellte man beim Frosch fest, dass dieser außer durch die Lungen auch noch durch die Haut athmet. W. F. EDWARDS<sup>1</sup> stellte im December 1818 Versuche an und konstatirte, dass der Lungen beraubte Frösche noch bis zu 40 Tagen lebten.

PAUL BERT<sup>2</sup> kommt zu ähnlichen Resultaten bei einem Axolotl, dessen Lungen und Kiemen er entfernt hatte. Beide schließen daraus auf die große Wichtigkeit der Hautathmung.

DISSARD<sup>3</sup> kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluss, dass die Ausscheidung von CO<sup>2</sup> durch die Lunge sowohl in trockner wie in feuchter Luft größer ist als durch die Haut, dass beim Fehlen der Lungen die Hautathmung in feuchter Luft bedeutender ist, als in trockner. Hautathmung allein hatte im Wasser den Tod des Thieres nach sieben Tagen, in der Luft nach neunzehn Stunden herbeigeführt.

BERNARD<sup>4</sup> hatte die Resultate seiner Arbeit in dem Satze zusammengefasst: »Les grenouilles respirent au moins autant par la peau que par les poumons.«

Gegen Letzteren hauptsächlich wendet sich MARCACCI<sup>5</sup>. Er hält die CO<sup>2</sup>-Bestimmung BERNARD's nicht für einwandfrei, da nach seiner Ansicht die Ausscheidung der Kohlensäure nicht die Aufnahme von Sauerstoff erfordert. Außerdem behauptet er, dass zur Lungen- und Hautathmung noch die Mundhöhlenathmung hinzukommt. Er schließt dies aus der lebhaften Bewegung der Kehlhaut, dem »di vâ e viene«, die dazu dienen soll, die Luft in der Mundhöhle zu erneuern. Die Versuche, durch Exstirpation der Lungen die Hautathmung zu bestimmen, sind nicht maßgebend gewesen, weil es sich hierbei nicht um die Bestimmung der Hautathmung allein, sondern um die der Haut- + Buccopharyngeal-Athmung gehandelt hat.

<sup>1</sup> W. F. EDWARDS, De l'influence des Agens physiques sur la vie. IV. — Influence de la respiration cutanée. p. 67. Paris 1824.

<sup>2</sup> PAUL BERT, Ablation chez un Axolotl des branchies et des poumons. Compt. Rend. Soc. Biol. 4 sér. Vol. V. 1868. — Compt. Rend. p. 21—22. 1869. Leçons sur la physiologie comparée de la respiration. p. 244. 1870.

<sup>3</sup> DISSARD, Influence du milieu sur la respiration chez la grenouille. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. Vol. CXVI.

<sup>4</sup> BERNARD, Leçons sur les Anesthésiques et sur l'Asphyxie.

<sup>5</sup> A. MARCACCI, L'asfissia negli animali a sangue freddo. Atti Soc. toscana. Sc. nat. Memorie. Vol. XIII. 1894.

Er findet, wenn er die Mund- und Lungenathmung der Frösche durch Zubinden des Mundes und Verstopfen der Nasenlöcher verhindert, dass die Frösche nur noch wenige Stunden leben, ob ihnen die Lungen extirpiert sind oder nicht. Auf andere Weise sucht er die Mund- und Lungenathmung zu verhindern, indem er ein Stückchen Holz von der Form des Mundbodens dadurch an der Kehle befestigt, dass er drei Fäden hindurchzieht und damit die Kiefer zusammennäht, und außerdem die Nasenlöcher verstopft. Es ist mit diesem Apparat auch die Kehlbewegung unmöglich gemacht. So eingepackte Thiere starben nach 9—22 Stunden; in ihrem Herzen fand sich schwarzes Blut. — Trotz seines Einwandes gegen die Versuche BERNARD's, aus der  $\text{CO}_2$ -Abscheidung auf die Bedeutung der Athmung zu schließen, macht er ein ähnliches Experiment. Er sucht die  $\text{CO}_2$ -Abscheidung des Frosches an der Gewichtszunahme von pulverisirtem »Calce sodata« zu bestimmen; er führt zwei Versuche aus. Im ersten beträgt die Gewichtszunahme des »Calce sodata«, auf 100 g des Thiergewichts ausgerechnet und als Zeitdauer 24 Stunden genommen, 5,579 g beim Frosch, dem die Lungen entfernt sind, und 5,293 g, dem außerdem durch oben beschriebenen Apparat die Mundathmung unmöglich gemacht ist (Differenz gleich 0,286); beim zweiten Versuch ergeben sich unter den gleichen Bedingungen 1,275 g und 0,866 g (Differenz gleich 0,409). Aus diesen geringen Differenzen glaubt er schließen zu können, dass die Mundhöhle große Bedeutung für die Abscheidung der Kohlensäure hat. »La diminuzione di g 0,286 di  $\text{CO}_2$  nella prima esperienza, e di g 0,409 nella seconda dimostrano che quello che io chiamo vestibolo respiratorio ha una notevole importanza forse nello assorbimento dell' ossigeno, certo nella emissione dell' anidride carbonica.«

Auf die ersten Versuche MARCACCI's geht CAMERANO<sup>1</sup> ein. Er glaubt für seine Zwecke *Spelerpes fuscus* und *Salamandrina perspicillata* außerordentlich geeignet, da man bei diesen lungenlosen Salamandern die Lungenthätigkeit nicht durch operative Eingriffe aufzuheben braucht. Er verhindert die Mundhöhlenathmung durch den oben beschriebenen Apparat MARCACCI's und verstopft die Nasenlöcher mit Vaseline. Der Tod tritt bei *Salamandrina* nach ungefähr 20 Stunden, bei *Spelerpes* nach ungefähr 16 ein. — Eine Salamandrine in Wasser gesetzt und verhindert an die Oberfläche zu kommen, lebte

<sup>1</sup> CAMERANO, Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. Atti della R. Accad. delle Scienze di Torino. Vol. XXIX. 1894.

bei 15° noch 40 Stunden. Bei einer Steigerung der Temperatur von 17 auf 27° trat der Tod nach 14 Stunden ein. Nach MARCACCI's Manier eingepackt und in Wasser gesetzt, lebte eine Salamandrine bei 15° 29 Stunden, eine andere bei 22° 9 Stunden. Aus diesen Versuchen schließt CAMERANO, dass die Hautathmung weder in der freien Luft noch im Wasser die Athmung durch Mund und Pharynx zu ersetzen im Stande ist, dass also die Lungenathmung bei *Spelerpes* und *Salamandrina* in der Athmung durch die Mundhöhle und den Pharynx, mit Unterstützung der unwesentlichen Hautathmung ihren Ersatz gefunden hat. »Dagli esperimenti sopra riferiti si può concludere che nella *Salamandrina perspicillata* e nello *Spelerpes fuscus* la respirazione polmonare viene sostituita dalla respirazione della cavità boccofaringea, risultando essere di nessun aiuto efficace la respirazione cutanea.«

Die vor der Arbeit von MARCACCI citirten Versuche können für eine Bestimmung der Hautathmung nicht in Betracht kommen, da bei ihnen ja die Buccopharyngealathmung nicht mit in Rechnung gezogen ist. Die Bestimmung der Kohlensäureabsonderung von MARCACCI ist nicht einwandfrei, denn aus zwei Versuchen, die außerdem eine so überaus große Differenz zeigen (Abscheidung von CO<sup>2</sup> in 24 Stunden [auf 100 g berechnet]), wenn Lungen- und Mundhöhlenathmung unmöglich gemacht sind (einmal gleich 5,293, das andere Mal gleich 0,866 g), beweiskräftige Schlüsse ziehen zu wollen, ist doch wohl nicht gut möglich. Dann zeigt vor Allem der erste Versuch das Gegentheil von dem, was MARCACCI beweisen will, dass nämlich die Hautathmung bei Weitem kräftiger ist als die Buccopharyngealathmung, wenn man das aus der Kohlensäureabsonderung schließen darf, und ich glaube, das kann man. Die CO<sup>2</sup>-Abscheidung stellt sich nämlich für die Haut auf 5,293 g, für die Mundhöhle und den Pharynx aber nur auf 0,286 g (5,579—5,293).

Aus den anderen Versuchen von MARCACCI und auch aus denen von CAMERANO scheint mir nicht mit Nothwendigkeit hervorzugehen, dass die Buccopharyngealathmung so bedeutend, und die Hautathmung unwesentlich ist. Dazu gehört der Gegenbeweis. Das ist der Einwand gegen die Resultate der beiden Autoren, dass aus dem baldigen Eintreten des Todes bei Verhinderung der Lungen- und Mund- und Ösophagusathmung auf die geringe Wichtigkeit der Hautathmung geschlossen wird. Wie würden die Versuche ausgefallen sein, wenn man die Hautathmung verhindert hätte? Wahrscheinlich würde der Tod auch sehr bald eingetreten sein.

Ich bin übrigens der Meinung, dass durch die angeführten Versuche nie ein sicheres Resultat erzielt werden kann. Es sind dabei immer Eingriffe in die Lebensthätigkeit des Thieres nöthig. Auch das Eintauchen in Wasser, das Zunähen des Mundes wird das Thier in Aufregung versetzen, der Stoffwechsel wird beschleunigt und es wird bald Athemnoth eintreten, wenn dem Thiere das eine oder andere Organ zum Athmen nicht zur Verfügung steht. Eben so führt das Anschließen der Hautathmung durch Überziehen mit Lack oder Gummi arabicum, durch Eintauchen in Öl Störungen der normalen Lebensthätigkeit herbei. Ich bin darin der Ansicht KLUG's<sup>1</sup>, der behauptet, dass man nur zu sicheren Ergebnissen kommen könne, wenn man das Verhältnis beider Athmungsweisen zugleich bestimme. Um dies zu können, hatte er folgenden Apparat konstruirt. In ein durch eine Kautschukplatte verschlossenes Gefäß wird ein Frosch so eingespannt, dass der Körper sich im Inneren befindet, der Kopf nach außen sieht. Dieser Behälter wird in einen größeren, ebenfalls verschlossenen gestellt. Es wird auf diese Weise bewirkt, dass die aus dem Mund ausgeathmete Kohlensäure in das größere Gefäß, die durch die Haut ausgeathmete in das kleinere Gefäß gelangt. Jetzt wird zu beiden Gefäßen durch Baryumhydroxyd von CO<sup>2</sup> befreite Luft zugeführt und an anderer Stelle wieder abgeleitet und wieder durch Barytwasser gebracht. Aus dem Niederschlag bestimmte er dann das Verhältnis von Lungen- (richtiger Lungen + Mund- und Ösophagusathmung) und Hautathmung als ungefähr 1 : 3.

Ich hatte die Absicht, mir den KLUG'schen Apparat zu konstruiren und damit das Verhältnis von Haut- und Boccopharyngealathmung beim Spelerpes zu bestimmen. Aber die Erfahrungen, die ich gelegentlich eines Vorversuchs machte, brachten mich von diesem Vorhaben wieder zurück. Bei diesem Vorversuch hatte ich einen Spelerpes so in ein durch eine Kautschukplatte verschlossenes Gefäß eingespannt, dass der Körper sich im Inneren befand, der Kopf nach außen sah; auf dem Grunde des Gefäßes befand sich Barytwasser. Ich ließ den Apparat einen Tag in der Feuchtkammer stehen und fand, dass sich ein ziemlich beträchtlicher Niederschlag gebildet hatte. Dann wiederholte ich das Experiment in umgekehrter Weise, dass der Kopf sich innerhalb des Gefäßes befand. Der Niederschlag war unbedeutend, vielleicht hauptsächlich durch das CO<sup>2</sup> der im

<sup>1</sup> FERD. KLUG, Über die Hautathmung des Frosches. Archiv für Anatomie und Physiologie. Physiologische Abtheilung. 1884.

Gefäß befindlichen Luft verursacht. Ich lege diesem Versuch durchaus keinen Werth bei, sondern erwähne ihn nur, weil ich dabei bemerkte, dass die Kehlbewegung des Spelerpes nach der Einspannung aufhörte, jedenfalls durch die umgebende Kautschukplatte verhindert wurde. Da nach MARCACCI die Bewegung des Mundbodens für die Erneuerung der Luft in der Mundhöhle sehr wesentlich ist, ist hier also die Mundathmung sehr beschränkt, wenn nicht unmöglich gemacht worden. Da bei den Versuchen von KLUG doch jedenfalls dieselbe Erscheinung eingetreten ist, sind auch seine Resultate unsicher.

Da mir alle die physiologischen Versuchsanordnungen nicht genügende Sicherheit boten, mein Material an Spelerpes außerdem erschöpft war, glaubte ich auf die physiologische Lösung der Frage nach der Bedeutung der verschiedenen Athmungsweisen verzichten zu müssen. Ich will mich damit begnügen, Schlüsse aus meinen morphologischen Untersuchungen zu ziehen.

Es ergibt sich auf Grund der Vertheilung und Ausbildung der Kapillaren, dass bei *Salamandra maculata* Athmung möglich ist in der Lunge, im Ösophagus, in der Mundhöhle und durch die Haut, und dass beim *Triton taeniatus* die Athmung im Ösophagus fehlt oder wenigstens unwesentlich ist.

Der Durchmesser der Hautkapillaren bei *Triton* ist nun bedeutend größer ( $12-16\mu$ ) wie bei *Salamandra* ( $7-12\mu$ ). Es ist jetzt die Frage, ob die größere Weite der Hautkapillaren für die Athmung günstig ist. Wenn die Größe der Blutkörperchen ungefähr die gleiche ist, ist eine schnellere Cirkulation und damit ein schnellerer Wechsel von sauerstoffarmem und sauerstoffreichem Blut möglich. Ob aber ein kürzerer Aufenthalt in den der Luft ausgesetzten Kapillaren genügt, um alle schädliche Kohlensäure abzugeben und Sauerstoff dafür einzutauschen, ist nicht zu entscheiden. Eins ist aber sicher: Eine größere Weite der Kapillaren bei ungefähr gleicher Weite der Maschen des Hautkapillarnetzes führt eine Oberflächenvermehrung herbei. Diese würde allerdings besser bewirkt werden durch größere Enge der Maschen; eine solche ist aber wegen der unter der Epidermis liegenden Drüsen unmöglich.

Dem *Spelerpes fuscus* fehlt die Lungenathmung. Dafür besitzt er sehr weite Hautkapillaren ( $24-30\mu$ ), die den doppelten Durchmesser der Hautkapillaren von *Triton* haben. Außerdem besitzen die Kapillaren der Mundhöhle und des Ösophagus zahlreiche Ausstülpungen, die sich im mehrschichtigen Epithel der Mundhöhle bis

an die oberste Schicht erstrecken. Diese Divertikelbildung führt einerseits eine starke Oberflächenvermehrung herbei, andererseits verringert sie den Zwischenraum zwischen Kapillaren und atmosphärischer Luft. Dieser Grund wird nicht etwa hinfällig dadurch, dass auch die Kapillaren des Mundes und des Ösophagus bei dem mit kräftigen Lungen ausgerüsteten Frosch Ausstülpungen getrieben haben; der lebhafte Frosch hat eben ein viel größeres Sauerstoffbedürfnis als die trägen Urodelen. Das Fehlen der Ösophagusathmung und die kräftigere Ausbildung der Hautkapillaren beim Triton kann man vielleicht durch den langen Aufenthalt im Wasser erklären, wo ja nach den Untersuchungen von DISSARD die Hautathmung bedeutender ist als in der Luft; dasselbe geht auch aus den Versuchen CAMERANO's hervor.

CAMERANO behauptet nun, dass beim Spelerpes die Buccopharyngealathmung die Lungenathmung ersetzt, und dass die Hautathmung unwesentlich ist. Das ist nach den Ergebnissen meiner morphologischen Untersuchungen unwahrscheinlich. Das Kapillarnetz der Haut breitet sich über den ganzen Körper aus und lässt weder die Fußspitzen noch irgend eine andere Stelle der Körperoberfläche frei. Dagegen ist die Oberfläche des Kapillarnetzes, das im Mund und Ösophagus der Aufnahme von Sauerstoff fähig ist, äußerst klein; sie stellt nicht den vierten Theil der Oberfläche des Hautnetzes dar. Nun wird ja allerdings durch die Divertikelbildung die Oberfläche der Mund- und Ösophagus-Kapillaren vermehrt. Die Bewegungen des Mundbodens aber, die nach MARCACCI und CAMERANO die Aufnahme der Luft in die Mundhöhle bewirken, sind äußerst unregelmäßig, wie ich selbst beobachten konnte, und wie auch BERG<sup>1</sup> berichtet hat. Er sagt darüber: »Ich möchte nur erwähnen, dass die sichtbare Athmung durch die Bucco-pharyngeal-Höhle eine sehr unregelmäßige ist. Oft bewegt sich die Kehldecke des Molches minutenlang gar nicht, während sie zuweilen in fast zitternde Bewegung geräth. Letzteres ist hauptsächlich bei Erregung des Thieres der Fall und kann bei hungrigen Stücken schon beim Anblick einer Fliege hervorgerufen werden.«

Aus den bisher angeführten Gründen darf man wohl schon schließen, dass die Hautathmung im Vergleich zur Buccopharyngealathmung nicht unbedeutend sein kann. Wenn wir nun noch die

<sup>1</sup> JOHANNES BERG, Zur Kenntnis des Höhlenmolches (*Spelerpes fuscus* Bonap.). Zoolog. Garten. 37. Jahrg.



größeren Gefäße, die das Blut zu den verschiedenen Athmungsstätten führen und von ihnen ableiten, mit einander vergleichen, so werden wir auch hierin einen Grund für die große Leistungsfähigkeit der Haut als Athmungsorgan erkennen.

Zu den Kapillaren der Mundhöhle führen das Blut jederseits die Arteria maxillaris externa (Fig. 8 *me*) und die Arteria occipitalis (Fig. 8 *o*), zu denen des Pharynx und des Ösophagus die Arteria pharyngea (Fig. 3 *ph*) und die Seitenzweige der Arteria pulmonalis (Fig. 3 *p*); außerdem werden noch einige kleine Äste der in den Schädel eindringenden Arteria carotis interna (Fig. 3 und 8 *ci*) an den Pharynx abgegeben. — Abgeleitet wird das in den Kapillaren der Mundhöhle und des Pharynx durchgeathmete Blut durch die Vena jugularis interna (Fig. 3 und 8 *ii*). Diese nimmt die Vena maxillaris superior (Fig. 8 *ms*) und die Vena maxillaris inferior (Fig. 8 *mi*) auf, die ebenfalls sauerstoffreiches Blut führen; außerdem mündet aber in sie ein Ast ein, der das sauerstoffarme Blut des Auges enthält, und sie selbst entsteht im Gehirn, aus dem sie das unbrauchbar gewordene Blut ableitet. Sie führt also gemischtes Blut zum Sinus venosus. — Die Vena pharyngea (Fig. 3 *ph'*) und die Vena oesophagea (Fig. 3 *oe*) nehmen das Blut aus dem Pharynx und dem Ösophagus auf; die erstere vereinigt sich aber bald mit der Vena lingualis, d. h. ihr sauerstoffreiches Blut vermischt sich mit dem sauerstoffarmen der Zungenvene; die Vena oesophagea mündet gar in die Lebervene ein. Wir haben also in allen Gefäßen, die das in den Kapillaren der Mundhöhle und des Ösophagus durchgeathmete Blut aufnehmen, bei ihrem Eintritt in den Sinus hochgradig gemischtes Blut.

Vergleichen wir hiermit die Gefäße, die das Blut zu den Hautkapillaren führen und von ihnen zum Herzen zurückleiten! Die Rumpf- und Schwanzhaut wird mit Blut versorgt durch die zahlreichen kräftigen Rami dorsales und Rami costales der Arteria vertebralis collateralis (Fig. 3 *vc*). Zur Kehlhaut wird Blut geführt durch die kleinen Seitenäste des zweiten Arterienbogens (Fig. 3 *II*) und der Pulmonalarterie (Fig. 3 *p*). Ein Theil des Blutes der Arteriae subclaviae (Fig. 3 *sc*) und iliaca (Fig. 3 *ic*) gelangt in die Hautkapillaren der Extremitäten; auch die Arteria cutanea magna (Fig. 3 *cm*) ist nicht ganz funktionslos geworden und führt Blut zur Rumpfhaut.

Sauerstoffreiches Blut enthält bis zum Eintritt in den Sinus venosus die Vena cutanea magna (Fig. 3 *cm'*), die durch ihre Dorsal- und Intercoastalzweige das Blut aus den Kapillaren der Rumpfhaut

aufnimmt, und die *Vena cutanea parva*, die aus den Kapillaren der Kehlhaut entsteht. Die Größe dieser Gefäße lässt darauf schließen, dass bei jeder Zusammenziehung des Herzens nicht viel weniger Blut aus der Hautvene in den Sinus eindringt, wie aus den beiden Jugularvenen. Wenn nun auch das Blut in den Kapillaren der Mundhöhle und des Ösophagus bedeutend sauerstoffreicher geworden ist, wie in den Kapillaren der Haut, so hat es sich doch bald mit bedeutenden Mengen sauerstoffarmen Blutes gemischt, so dass es beim Eintritt in den Sinus wohl kaum noch sauerstoffreicher ist, als das Blut der Hautvene, die nur ein ganz kleines Gefäß mit sauerstoffarmem Blut aufgenommen hat.

Es wird also durch die Hautvenen allein ungefähr so viel sauerstoffreiches Blut zum Herzen geführt, wie durch die Jugularvenen. Nun wird aber auch noch in den Hautkapillaren durchgeathmetes Blut durch Gefäße aufgenommen, die hauptsächlich für die Leitung des venösen Blutes der Gewebe bestimmt sind. So führen die *Venae subclaviae* (Fig. 3 *sc'*) und die *Venae iliacae* (Fig. 3 *ic'*) das Blut der Hautkapillaren der Extremitäten, die *Venae caudales* (Fig. 3 *c*) das der Schwanzhaut, und die *Vena abdominalis* (Fig. 3 *a*) nimmt das Blut der Bauchhaut auf.

Die Caudalvenen und die *Venae iliacae* treten in die Nieren ein und lösen sich in die *Venae advehentes* des Nierenpfortaderkreislaufs auf; sie werden hier schon einen großen Theil ihres Sauerstoffs abgeben. Die Gefäße, die das Blut aus den Hautkapillaren des Schwanzes zu den Caudalvenen leiten, müssen an den großen Drüsen entlang ziehen und die Muskeln durchdringen; auch sie werden auf ihrem Wege schon eine große Menge Sauerstoff den Geweben überlassen. Eben so ergeht es dem Blut, das durch die Abdominalvenen (Fig. 3 *a*) und durch die *Vena oesophagea* (Fig. 3 *oe*) in den Leberpfortaderkreislauf gelangt; auch hier wird der größte Theil des Sauerstoffs dem Blute schon entrissen werden. Wir sehen, dass ein Theil des Blutes den Sauerstoff schon wieder abgibt in der Nähe der Orte, wo es ihn aufgenommen hat, oder wenigstens noch vor dem Eintritt in das Herz.

Wir erkennen aus diesen Betrachtungen ferner, dass wir beim *Spelerpes fuscus*, und das trifft auch bei *Salamandra* und *Triton* zu, nicht zwischen Arterien und Venen als Gefäßen mit sauerstoffreichem und sauerstoffarmem Blut unterscheiden können. Auch das Herz hat es vollständig aufgegeben, eine Trennung zweier Blutarten zu versuchen, indem nicht nur die Scheidewand beider Vorhöfe von einer

großen Öffnung durchbrochen ist, sondern indem hauptsächlich alles Blut durch eine Öffnung in den linken Vorhof eindringt. Das Herz hat also beim *Spelerpes* nur die Aufgabe, die Blutcirkulation im Körper zu regeln.

Schreiben wir der Hautathmung, wie es CAMERANO thut, nur geringe Wichtigkeit zu, d. h. wird durch die Hautkapillaren nur eine unbedeutende Menge von Sauerstoff aufgenommen, so müssten die Hautvenen sauerstoffarmes Blut zum Herzen führen, und es würde nur durch die Jugularvenen durchgeathmetes Blut zum Herzen gelangen; dieses kann aber auch nicht sehr sauerstoffreich sein, da es schon mit dem sauerstoffarmen Blut des Gehirns und des Auges gemischt ist. Diese geringe Menge von nicht sehr sauerstoffhaltigem Blut wird sich im Herzen mit dem aus dem ganzen übrigen Körper herbeiströmenden sauerstoffarmen Blut im Herzen mischen und ein Gemenge erzeugen, in dem die schädlichen Bestandtheile des Blutes überwiegen. Das Thier würde mit solchem Blut unmöglich lange leben können und bald erstickt sein.

Diese Betrachtungen führen mit ziemlicher Sicherheit zu dem Schlusse, dass die Hautathmung für *Spelerpes fuscus* sehr wichtig sein muss. Mögen die Kapillaren der Mundhöhle und des Ösophagus durch ihre Lage im Epithel und durch ihre Divertikelbildung um Vieles geeigneter sein als die unter dem Epithel gelegenen, glattwandigen Hautkapillaren, so wird dieser Vorzug doch durch die große Ausdehnung des Hautkapillarnetzes gemindert, wenn nicht aufgehoben. Ferner fehlt jeder Versuch einer Trennung zweier Blutarten. Es kursirt im Körper hochgradig gemischtes Blut. Um dieses so sauerstoffreich zu erhalten, dass das Thier nicht erstickt, genügt die Athmung in der Mundhöhle und dem Ösophagus nicht; es muss die Hautathmung hinzutreten. Auch der Umstand, dass einzelne Gewebe einen großen Theil ihres Sauerstoffs direkt aus dem in den Hautkapillaren durchgeathmeten Blut beziehen, spricht für die Wichtigkeit der Hautathmung.

Wir wollen nun nicht darüber streiten, welcher der beiden Athmungsweisen die größere Bedeutung zukommt; das ist unwichtig, eben so wie es unmöglich ist, ihr Verhältnis genau festzustellen, weil dieses vom Individuum, der Temperatur und dem Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung abhängt, also immer wechselt. Es muss nur der Behauptung CAMERANO's entgegengetreten werden, dass die Hautathmung beim *Spelerpes fuscus* unwesentlich ist. Weder allein die Hautathmung ist im Stande, die Lungenathmung zu ersetzen,

noch vermag dies die »Buccopharyngealathmung«. Es sind beide Athmungsweisen nöthig, um das Leben des Thieres zu ermöglichen.

Halle (Saale), im September 1897.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XLII.

Sämmtliche Figuren etwa 2/1 der natürlichen GröÙe.

Fig. 1. BlutgefäÙverlauf von *Salamandra maculata*.

Fig. 2. BlutgefäÙverlauf von *Triton taeniatus*.

Fig. 3. BlutgefäÙverlauf von *Spelerpes fuscus*.

### Erklärung der gemeinsamen Bezeichnungen.

<i>I</i> , erster Arterienbogen;	<i>ie</i> , Vena jugularis externa;
<i>II</i> , zweiter Arterienbogen;	<i>ii</i> , Vena jugularis interna;
<i>III</i> , dritter Arterienbogen;	<i>l</i> , Vena lingualis;
<i>IV</i> , vierter Arterienbogen;	<i>le</i> , Vena hepatica;
<i>a</i> , Vena abdominalis;	<i>oe</i> , Vena oesophagea;
<i>ao</i> , Aorta;	<i>p</i> , Arteria pulmonalis;
<i>c</i> , Vena caudalis;	<i>p'</i> , Vena pulmonalis;
<i>ce</i> , Arteria carotis externa;	<i>ph</i> , Arteria pharyngea;
<i>ci</i> , Arteria carotis interna;	<i>ph'</i> , Vena pharyngea;
<i>cm</i> , Arteria cutanea magna;	<i>rc</i> , Ramus costalis der A. vertebralis
<i>cm'</i> , Vena cutanea magna;	collateralis;
<i>cp</i> , Vena cutanea parva;	<i>sc</i> , Arteria subclavia;
<i>e</i> , Arteria epigastrica;	<i>sc'</i> , Vena subclavia;
<i>ga</i> , Arteria gastrica anterior;	<i>sv</i> , Sinus venosus;
<i>ic</i> , Arteria iliaca communis;	<i>vc</i> , Arteria vertebralis collateralis
<i>ic'</i> , Vena iliaca communis;	

### Tafel XLIII.

Fig. 4. Kapillarnetz der Haut von *Salamandra maculata*. ZEISS A, 2. Prisma.

Fig. 5. Kapillarnetz der Haut von *Triton taeniatus*. ZEISS A, 2. Prisma.

Fig. 6. Kapillarnetz der Haut von *Spelerpes fuscus*. ZEISS A, 2. Prisma.

Fig. 7 *a* und *b*. Schnitte durch die Mundschleimhaut von *Spelerpes fuscus*. ZEISS C, 2. Prisma.

Fig. 8. Größere GefäÙe und Kapillaren des Oberkiefers von *Spelerpes fuscus*. Viermal vergrößert.

Fig. 9. Größere GefäÙe des Oberkiefers von *Triton taeniatus*.

Fig. 10. Größere GefäÙe des Oberkiefers von *Salamandra maculata*.

### Erklärung der Bezeichnungen von Fig. 8, 9, 10:

<i>A</i> , Auge;	<i>ci</i> , Arteria carotis interna;
<i>aow</i> , Aortenwurzel;	<i>ii</i> , Vena jugularis interna;

<i>me</i> , Arteria maxillaris externa;	<i>o</i> , Arteria occipitalis;
<i>mi</i> , Vena maxillaris inferior;	<i>vc</i> , Arteria vertebralis collateralis.
<i>ms</i> , Vena maxillaris superior;	

Fig. 11. Schnitt durch den Ösophagus von *Salamandra maculata*. ZEISS C, 2. Prisma.

Fig. 12. Schnitt durch den Ösophagus von *Triton taeniatus*. ZEISS C, 2. Prisma.

Fig. 13. Schnitt durch den Ösophagus von *Spelerpes fuscus*. ZEISS C, 2. Prisma.

Fig. 14. Kapillarnetz des Oberkiefers von *Spelerpes fuscus*. ZEISS A, 2. Prisma.

Fig. 15. Kapillarnetz des Oberkiefers von *Triton taeniatus*. ZEISS A, 2. Prisma.

---

Anm.: In den Figuren 1, 2, 3 auf Tafel XLII sind die Nieren nur der besseren Orientirung wegen gezeichnet; die Arteria iliaca und die A. vertebralis collateralis mit ihren Seitenzweigen, die durch sie theilweise verdeckt werden, sind an jenen Stellen angezogen, um eine bessere Übersicht zu gewinnen.

---

—

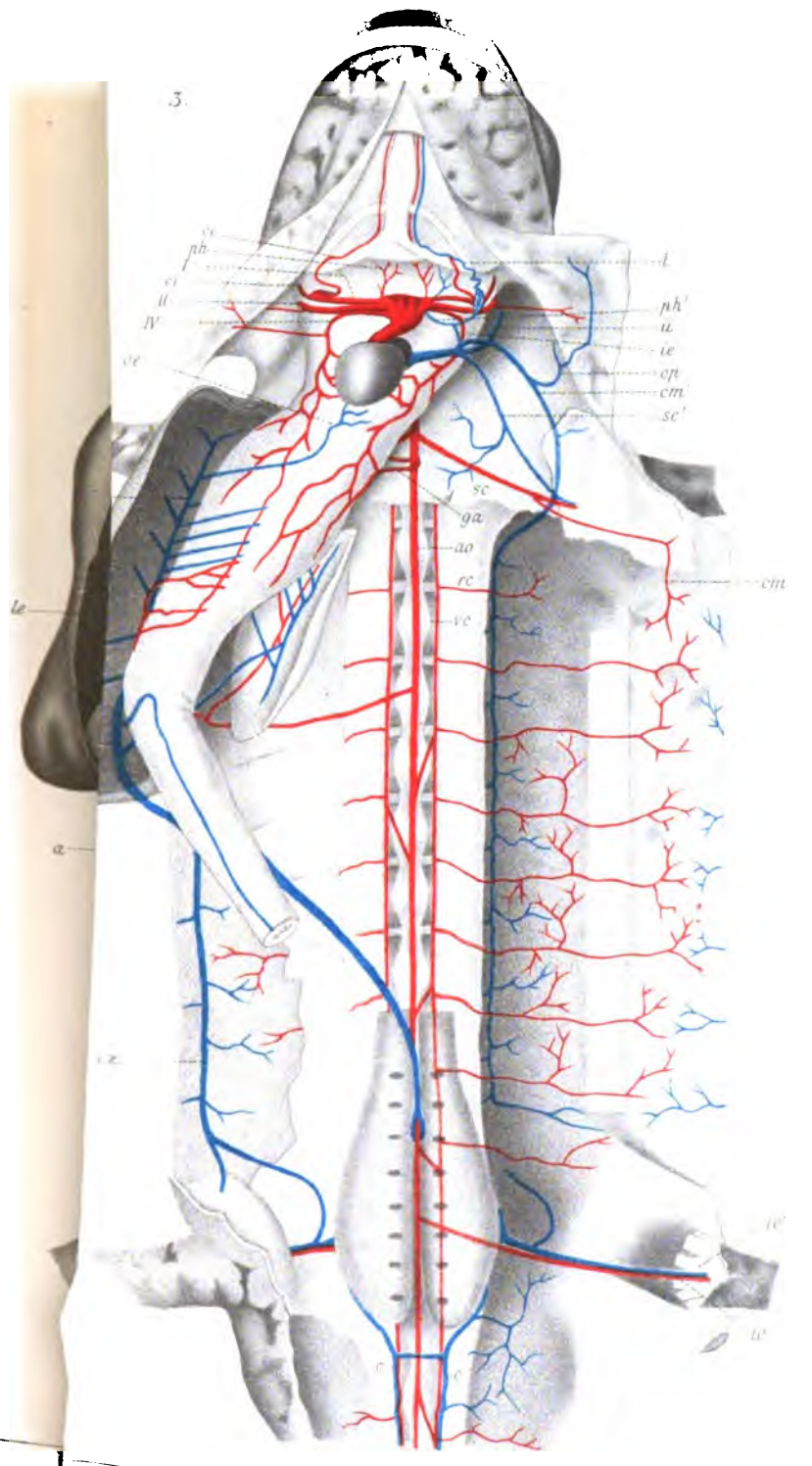
20

21

22

—

23







1

2

3

4



THE BLOOD AND LYMPH VESSELS OF THE LUNG  
OF NECTURUS MACULATUS

BY

WILLIAM SNOW MILLER

*Associate Professor of Anatomy, University of Wisconsin*

WITH 5 TEXT FIGURES AND 2 PLATES

REPRINTED FROM THE AMERICAN JOURNAL OF ANATOMY, Vol. IV, No. 4, pages 395-452  
September 15, 1905



# THE BLOOD AND LYMPH VESSELS OF THE LUNG OF NECTURUS MACULATUS.

BY

WILLIAM SNOW MILLER.

*Associate Professor of Anatomy, University of Wisconsin.*

WITH 3 TEXT FIGURES AND 2 PLATES.

**ANATOMICAL RELATIONS OF THE LUNGS.**—The lungs of *Necturus maculatus* consist of two elongated cylindrical sacs which are situated one on each side of the body cavity. Anteriorly they meet in the mid-line and communicate by means of a narrow slit, the glottis, with the short, wide pharynx. No septa are present in the lungs and both inner and outer surfaces are smooth except for such irregularities as are occasioned by the blood vessels.

When fully distended the lungs measure, in an adult animal, from 80 to 100 mm. in length and from 7.5 to 10 mm. in diameter; they are slightly crescentic in shape (Fig. 1) and enclose an elongated oval space which is occupied by the posterior portion of the oesophagus, the spindle-shaped stomach and the anterior portion of the intestine.

Each lung is attached throughout nearly its entire length to a fold of the peritoneum; the right lung to one which extends from the liver to the mid-dorsal body wall, the left, to one which extends from the stomach to the mid-dorsal body wall. In an average sized animal only 15 or 25 mm. of the normally distended lung is free from this peritoneal attachment.

**THE BLOOD VESSELS.**—Three afferent branchial arteries convey the blood on each side from the heart to the gills. Each artery runs along the ventral border of the corresponding gill giving rise to numerous fine branches which break up into a capillary network. From this capillary network numerous radicles unite to form on the dorsal border of each gill an efferent branchial artery. There are thus formed on each side three efferent branchial arteries (Fig. 1, *E. B.*) which form by their union the right and left aortic roots (Fig. 1, *R. A.* and *R. A.*) these, in turn, unite in the mid-line dorsal to the anterior end of the stomach to form the aorta (Fig. 1, *A.*).

The pulmonary artery (Fig. 1, *P. A.*) arises from the third (fourth) efferent branchial artery after it has been joined by the second efferent artery and lateral to the entrance of the anastomosing branch from the first efferent artery. It runs obliquely towards the lung, giving off along

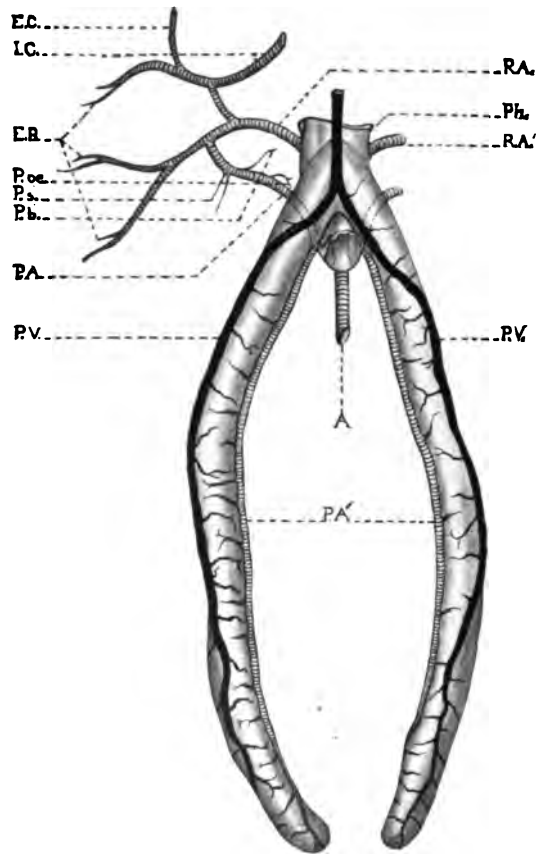


FIG. 1. The blood-vessels of the lung of *Necturus*. *A.*, aorta; *E. B.*, efferent branchial arteries; *E. C.*, external carotid; *I. C.*, internal carotid; *Ph.*, oesophagus; *P. A.*, *P. A'*, pulmonary artery; *P. b.*, *P. oe.*, *P. s.*, branches of the pulmonary artery outside of the lungs; *P. V.*, pulmonary vein; *R. A.*, *R. A'*, aortic roots.

its course small branches to the muscles of the shoulder, to the group of muscles lying ventral to the buccal cavity and to the oesophagus (Fig 1, *P. s.*, *P. b.*, *P. æ.*). The artery now passes across the dorsal surface of the lung to gain its dorso-mesial side, along which it runs, gradually diminishing in size, to its tip (Fig. 1, *P. A'*). Throughout the course

of the pulmonary artery in the lung lateral branches are given off, sometimes from opposite sides of the main trunk, more frequently, alternately from one side, then, the other. These branches are so arranged that, as a rule, an arterial radicle lies between two venous radicles (Fig. 1).

Arising from the main arterial trunk, and also from its branches, is a rich network of capillaries which is spread out over the entire inner surface of the lung; the venous radicles take their origin from this network (Pl. II). Not infrequently small branches of the main artery extend across one or the other side of the lung and enter directly into the main venous trunk. This direct union of artery and vein is quite common in some lungs, while in others it is entirely absent. In some instances two small arterial radicles will join the end of a venous radicle giving the appearance of a vein arising from the main artery by a forked extremity. Examples of each type can be seen in Plate II.

The pulmonary vein (Fig. 1, *P. V*) extends along the ventro-lateral side of the lung. It is formed not only by the capillaries, into which the pulmonary artery breaks up, entering it directly, but also by venous radicles which take their origin from the same capillary network. As the lungs converge to unite on the ventral side of the oesophagus the pulmonary veins leave the side of the lung and cross it obliquely to meet and fuse in the mid-line into a single vessel (Fig. 1, *P. V.*, and Pl. I., Fig. 2). From this point of union the now single pulmonary vein runs anteriorly towards the heart; passing to the dorsal side of the two arms of the hepatic sinus it usually continues along the wall of the left arm of the sinus and opens into the left side of the atrium of the heart (Fig. 3).

This description of the pulmonary blood vessels differs very materially from that given by Suchard for Triton and Salamandra. Suchard reverses the course and position of the artery and vein from what I have found to be the case in Necturus; the artery, according to his description, occupying the position of the vein and the vein that of the artery.

In still another important particular does the distribution of the blood vessels in Necturus differ from that given by Suchard for Triton and Salamandra. In Necturus there is no interruption of the capillary network over the pulmonary vein; Suchard describes such an interruption in Triton and Salamandra. In Necturus the capillary network is spread out over both artery and vein.

**THE LYMPH VESSELS.**—Broadly stated, the lymphatics follow the blood vessels, both arteries and veins; their arrangement, however, about these vessels is different.

Along the course of the main artery three lymph trunks are usually found placed nearly equidistant from one another and connected together by numerous anastomosing branches (Pl. II). The main lymph trunks show great irregularity in size; sometimes, by their wide dilatations coming nearly into contact, the artery is practically hidden from view (Pl. I, Fig. 1). As the artery approaches the tip of the lung the number of lymph trunks are, in most lungs, reduced to two, placed one on either side of the artery. Numerous anastomosing branches connect the two lymph vessels.

Each lateral branch of the pulmonary artery as it leaves the main trunk is accompanied by two lymph vessels which arise from the main trunks, and like the main trunks they are connected together by fine anastomosing branches (Pl. II). The lymph vessels accompanying the branches of the pulmonary artery can be traced across the interval between the pulmonary artery and pulmonary vein to their union with one of the main lymph trunks about the pulmonary vein (Pl. II). When a branch of the pulmonary artery forms a direct anastomosis with the pulmonary veins there can usually be recognized two accompanying lymph vessels which join directly one of the main lymph trunks about the pulmonary vein.

At the root of the lung the network of lymph vessels about the pulmonary artery usually forms two large trunks which join the exceedingly rich network of lymph vessels in the wall of the stomach on its dorsal side (Pl. I, Fig. 1). In some animals small lymph vessels pass from the peri-arterial network about the left pulmonary artery along the dorsal mesogastrium to join this same network.

In some lungs one of the two main trunks above mentioned passes around to the ventral side of the lung and forms an anastomosis with the lymph vessels about the pulmonary vein (Pl. I, Fig. 1).

Hoffmann says in regard to the lymph vessels of the lung of *Rana*: "Die Lymphgefäße begleiten in der Lunge ausschliesslich die arteriellen, nie die venösen Blutgefäße." Suchard, in his description of the lymph vessels of the lung of *Triton*, says: "les branches du réseau peri-arteriel sont moins nombreuses et moins volumineuses que celles du réseau peri-veineux." We shall see that neither of these statements holds true for the lung of *Necturus*.

The main trunk of the pulmonary vein is accompanied by two large lymph trunks which are connected together by less numerous anastomosing branches than is the case with the lymph trunks about the artery (Pl. II). In some lungs they are apparently absent or for some reason they fail



to inject (Pl. I, Fig. 2). Each lateral branch of the pulmonary vein is accompanied by one or more lymph vessels, but the arrangement is not as regular as that about the branches of the pulmonary artery (Pl. II).

The branches of the peri-venous lymph trunks anastomose freely with the very irregular network of lymph vessels which is spread out between the pulmonary artery and vein. This network is formed by anastomosing vessels which connect the lymph vessels accompanying the lateral branches of the artery and vein with each other. At the root of the

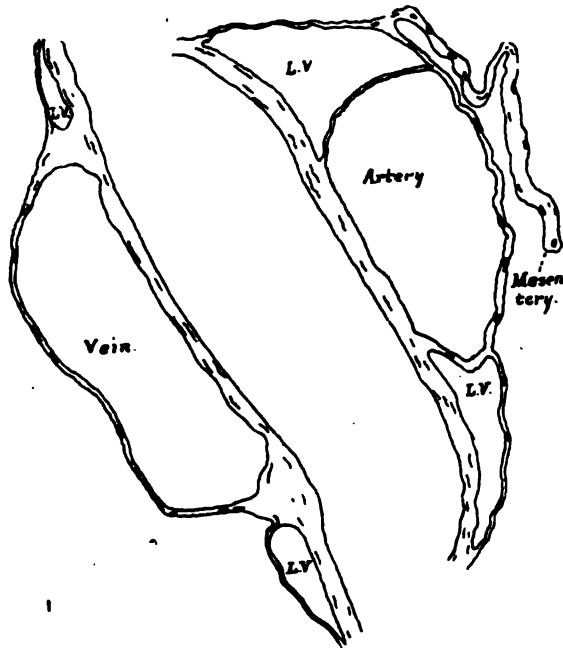


FIG. 2. Transverse sections through the pulmonary artery and vein, showing the position of the large lymph trunks (L. V.) and the attachment of the peritoneal fold which is cut through when injecting the lymph vessels.  $\times 40$ . (From Bulletin of the University of Wisconsin, No. 33, 1900.)

lungs the main peri-venous lymph trunks join a large lymph sinus which is situated on the ventral side of the stomach in the angle formed by the divergence of the lungs and through this with the network of lymph vessels situated on the ventral side of the stomach (Pl. I, Fig. 2).

The lymph vessels of the lung of *Necturus* like those of *Triton* and *Salamandra* (Suchard) are more superficially situated than the blood vessels. In transverse sections taken through the artery and vein, the position of the large lymph trunks is easily made out even though the

vessels are not injected (Fig. 2). In injected specimens the main blood vessels and their chief branches appear to be surrounded by a network of anastomosing lymph vessels. The lymph vessels themselves form a system of closed tubes. In none of the numerous preparations which I have made have I seen any evidence of so-called lymph capillaries, lymph spaces or lymph channels leading out from the lymph vessels. A distinct wall could be demonstrated for every vessel and the injection mass did not pass outside of this wall.

**LYMPHATICS OF THE WALLS OF THE STOMACH.**—The intimate relation between the lymph vessels of the lungs and those of the stomach renders it necessary to give a brief account of the latter. Reference to Plate I, Fig. 3 will give an idea of the exceeding richness of the plexus

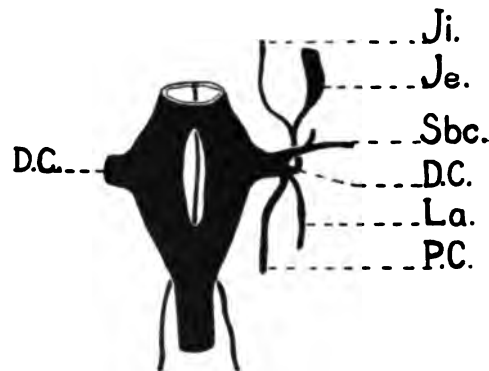


FIG. 3. Diagram of the duct of Cuvier and the principal venous trunks. *D. C.*, duct of Cuvier; *Ji.*, internal jugular; *Je.*, external jugular and jugular sinus; *Sbc.*, subclavian; *La.*, lateral; *P. C.*, postcardinal.

of lymph vessels present in the walls of the stomach. Along the dorsal side (Pl. I, Fig. 1) there is present a large and irregular sinus which communicates not only with the lymph vessels of the stomach and peri-arterial lymph vessels of the lungs but also with those belonging to the remaining viscera in the abdomen. On the ventral side (Pl. I, Fig. 2), as already mentioned, there is found in the angle formed by the diverging lungs a lymph sinus of considerable size and owing to the fact that there are no valves, the entire plexus can be easily injected.

**CONNECTION OF LYMPH VESSELS WITH THE VEINS.**—In order that the connection of the lymph vessels with the veins may be clearly understood it will be necessary to describe briefly the Ductus Cuvieri and the

venous trunks by which it is formed. Each Ductus Cuvieri (Fig. 3, *D. C.*) is formed by the union of the following veins:

jugular,  
subclavian,  
postcardinal,  
lateral.

The jugular is the largest of the venous trunks and appears as a direct continuation of the Ductus Cuvieri. Its direction is at first dorsal, then curving anteriorly it passes above the subclavian to divide after a short distance into the external and internal jugulars (Fig. 3, *Ji.*, *Je.*). Connected with the external jugular is a widened expansion, the jugular sinus (Fig. 3, *Je.*).

The subclavian (Fig. 3, *Sbc.*) joins the Ductus Cuvieri just internal to the jugular and on its ventral side. The postcardinal and lateral join the Ductus Cuvieri on the caudal side, the lateral being the more external (Fig. 3, *P. C.*, *Lá.*). In some animals these last two veins unite just as they join the Ductus.

We have seen above how the lymph vessels of the lung are connected with the very rich network of lymph vessels in the walls of the stomach (Pl. I, Figs. 1, 2, and 3). Arising from the anterior and outer margin of this network of lymph vessels there is found on each side of the stomach a lymph trunk of moderate size which follows the course of the postcardinal vein until just before it joins the Ductus Cuvieri; it then passes dorsal to the postcardinal and lateral veins and enters sometimes directly into the Ductus Cuvieri, sometimes into the jugular (Pl. I, Fig. 3). Just before joining the vein this lymph trunk is joined by lymph vessels coming from the head and anterior extremity.

**METHODS.**—The technique of injecting the lymph vessels of the lung of *Necturus* is quite simple. The animal is killed with chloroform. If, on opening the abdomen, the lungs are not well distended, it facilitates the injection to insert a fine glass tube into the glottis and gently fill the lungs with air. The free tip of one of the lungs (I generally make use of the left lung) is grasped with a pair of broad pointed forceps and drawn away from the mid-line; this puts the peritoneal fold on the stretch. A nick is next made in this fold (Fig. 2), close to the artery, with a pair of sharp scissors, care being taken not to wound the artery itself. If the nick has been properly made a probe can now be introduced through this opening into one of the large lymph trunks which runs along the course of the artery. The cannula of a small syringe, which has been filled with a thin vermillion starch mass or Chinese ink rubbed up with normal salt solution, is pushed in beside the probe; the probe is now withdrawn and the cannula held in place between the thumb and finger of the left hand. The piston of the syringe is slowly

pushed in and the injecting mass can be seen running rapidly through the lymph vessels. The vessels are of considerable size, the mass flows easily, and, as there are no valves, but little pressure is necessary. The injection should always be made toward the head. This procedure should, with a little practice, give well filled lymph vessels in the lungs and also in the stomach. Warm masses do not give as good results as cold. I have frequently filled the lymph vessels of the lungs and stomach with a celloidin mass and have obtained very instructive preparations by digesting in pepsin.

In my hands granular injecting masses have given the best results, and thus one may avoid the uncertainty of, e. g., such fluids as aqueous solutions of Berlin or Prussian-blue. The lungs and stomach can be dissected out, hardened in alcohol, cleared in oil of clove, washed out with xylol, and mounted in balsam. By cutting the lungs and stomach open before mounting, the study of the preparation is made easier.

#### LITERATURE.

- HOFFMAN, J.—Die Lungen Lymphgefäße der *Rana temporaria*. Dorpat, 1875.
- MILLER, W. S.—Contributions from the Anatomical Laboratory of the University of Wisconsin. Bulletin of the University of Wisconsin, No. 33, 1900.
- SUCHARD, E.—Des vaisseaux sanguins et lymphatiques du poumon du Triton crete. Arch. d'Anat. Micros. T. III.
- Structure du poumon du Triton et de la Salamandre maculée. Arch. d'Anat. Micros. T. VI.

#### EXPLANATION OF PLATES.

##### PLATE I.

FIG. 1. Dorso-lateral view of the stomach and right lung of *Necturus*. The heavily shaded vessel is the pulmonary artery; the lighter shaded vessels are the lymph vessels. The stomach was empty and contracted when the injection was made. Note the large sinus-like lymph trunk on the dorsal side of the stomach.

FIG. 2.—Ventral view of stomach and lungs of *Necturus*. Same preparation as Fig. 1. The heavily shaded vessels are the pulmonary veins; the lighter shaded vessels the lymph vessels. Note the sinus in the diverging angle of the lungs and the large lymph trunk on the mid-ventral surface of the stomach.

FIG. 3. Lymph vessels of the lung and stomach of *Necturus* and their connection with the veins. The shaded vessels are the lymph vessels; the veins are shown white. The plate is best seen from the side. The connecting vessel is indicated by the \*. The left lung is reflected to the right and the stomach is partly dissected free.

##### PLATE II.

Lung of *Necturus* with the blood and lymph vessels injected. The lung was cut open, spread out flat, and mounted in balsam. A, artery; V, vein. Only the main branches of the artery and vein are shown. In two places the capillary network is indicated diagrammatically. The blood and lymph vessels were drawn by means of the camera lucida and show the exact relation of both sets of vessels.

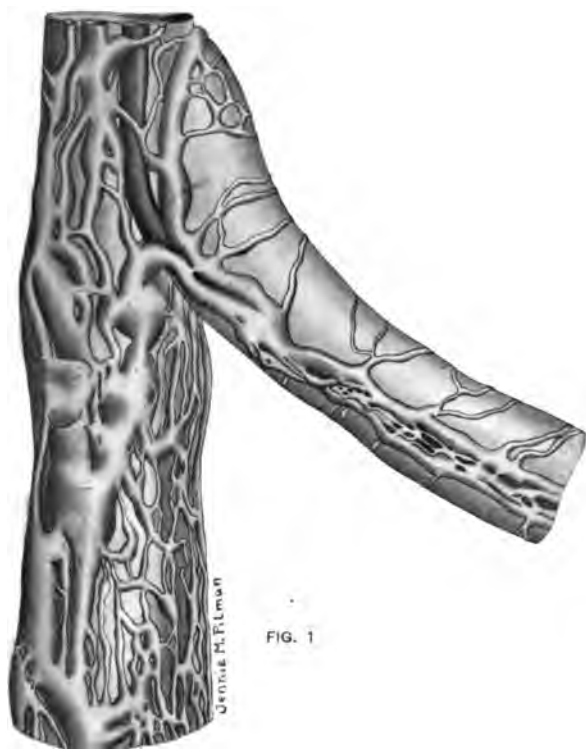


FIG. 1



FIG. 3

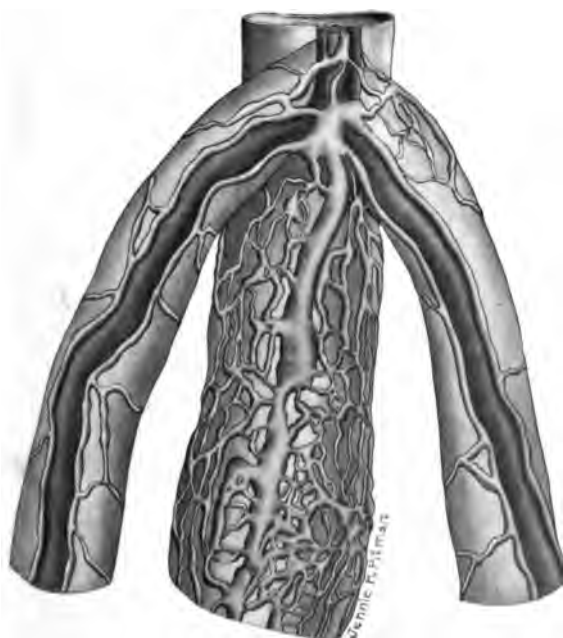
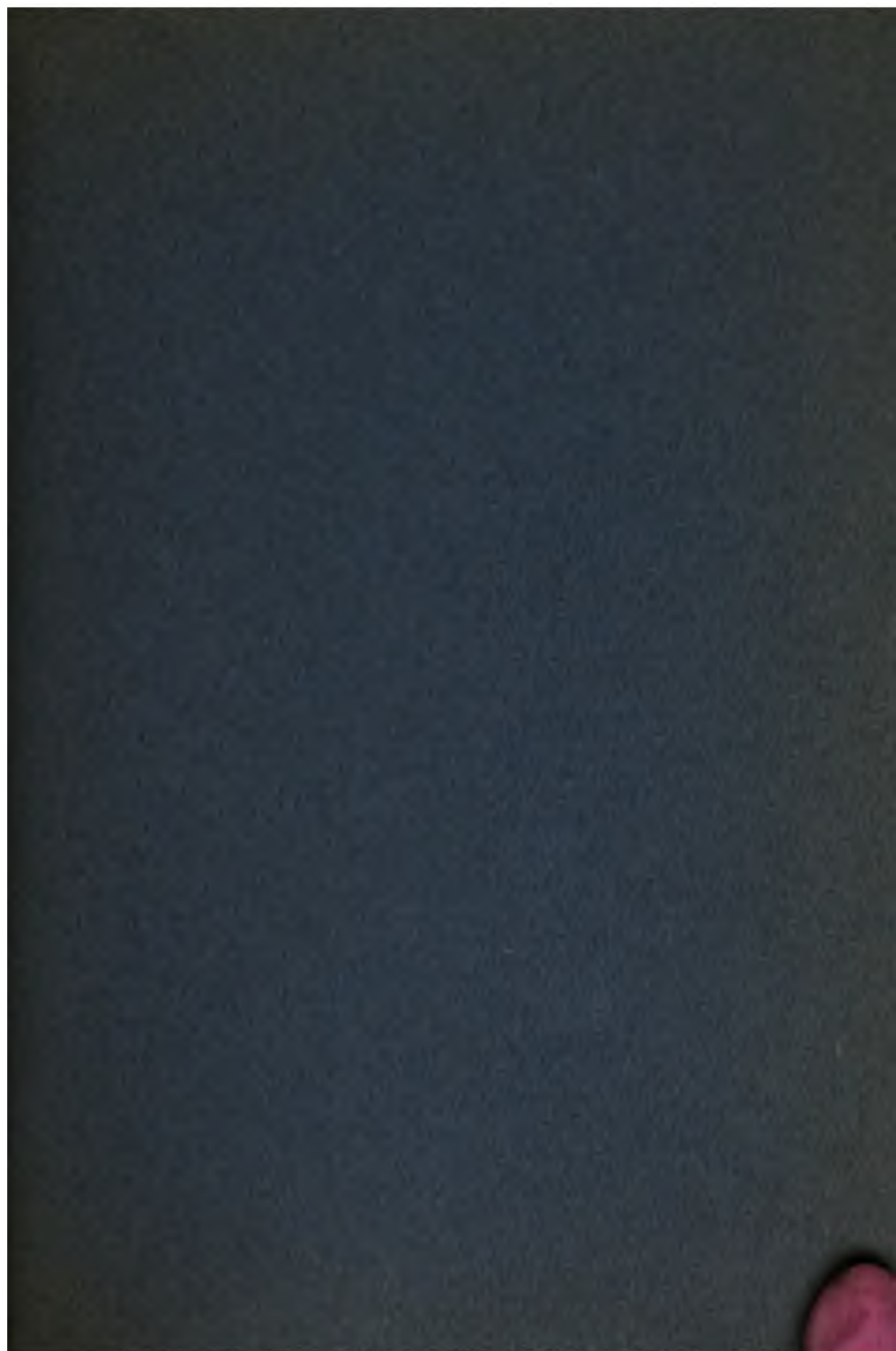


FIG. 2





## THE AMERICAN JOURNAL OF ANATOMY.

### EDITORIAL BOARD.

LEWELLYN F. BARRER, <i>Johns Hopkins Univ.</i>	GEO. E. HORTINGTON, <i>Indiana Univ.</i>
THOMAS DWIGHT, <i>Harvard University.</i>	FRAZERLIN P. MALL, <i>Johns Hopkins Univ.</i>
JOSEPH MARSHALL FLINT, <i>Univ. of Cal.</i>	J. P. MCMURRICH, <i>Univ. of Mich.</i>
SIMON H. GAGE, <i>Cornell Univ.</i>	CHARLES E. MINOT, <i>Harvard Univ.</i>
G. CARL HUBER, <i>Univ. of Mich.</i>	GEORGE A. PIERSON, <i>Univ. of Penna.</i>
H. McE. KNOWEE, Sec., <i>Johns Hopkins University.</i>	

THE AMERICAN JOURNAL OF ANATOMY is issued in quarterly numbers, each number of about 125 pages. A volume of four numbers will contain at least 500 pages, with plates and figures. The net price per Current volume, *Postage Prepaid*, is: To subscribers in the United States and Canada, \$5.00; To subscribers in other countries, \$6.50. Remits sent by Postal Money Order, Mandat de poste, Postanordning, or by draft on New York.

Circulars containing the contents of Vols. I, II, III and IV will be supplied free, to applicants.

This Journal is the official organ of the Association of American Anatomists.

Manuscripts may be sent to any of the editors. Subscriptions and all other communications should be sent to the American Journal of Anatomy, Corner of Wolfe and Monument Streets, Baltimore, Md., U. S. A.



ht im Buchhandel.

**Abdruck**

aus dem

**Anatomischen Anzeiger.**

Centralblatt für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Herausgegeben von

Prof. Dr. **Karl von Bardeleben** in **Jena**.

**XXVI. Band. 1905.**

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

# Handbuch der Anatomie des Menschen in acht Bänden.

In Verbindung mit

verl. Prof. Dr. A. von BRUNN in Rostock, Prof. Dr. J. DISSE in Marburg, Prof. Dr. EBERTH in Halle, Prof. Dr. EISELER in Halle, Prof. Dr. FICK in Leipzig, Dr. FRITZ FROHN in Berlin, Prof. Dr. M. HEIDENHAIN in Tübingen, Prof. Dr. M. HOLL in Graz, Prof. Dr. KALLIUS in Göttingen, Privatdozent Dr. F. KOPSCH in Berlin, Prof. Dr. F. MERKEL in Göttingen, Prof. Dr. NAGEL in Berlin, Prof. Dr. G. SCHWALBE in Strassburg, Prof. Dr. SIEBENMANN in Basel, Prof. Dr. Graf SPEE in Kiel, Privatdozent Dr. STAHR in Dresden, Prosektor Dr. TANDLER in Wien, Prof. Dr. ZANDER in Königsberg, Prof. Dr. ZIEHEN in Berlin

herausgegeben von

Prof. Dr. Karl von Bardeleben  
in Jena.

- Lieferung 1: Band I: **Skelettlehre**. Abteilung I: **Allgemeines. Wirbelsäule. Thorax**. Von Prof. Dr. J. Disse in Marburg. Mit 69 Abbild. (Originalholzschnitten) im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 3 Mark, Einzelpreis: 4 Mark.
- Lieferung 2: Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane**. 2. Teil. Abteilung I: **Die weiblichen Geschlechtsorgane**. Von Prof. Dr. W. Nagel in Berlin. Mit 70 teilweise farbigen Originalholzschnitten. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 5 Mark 50 Pf., Einzelpreis: 7 Mark.
- Lieferung 3: Band I: **Skelettlehre**. Abteilung II **Kopf**. Von Prof. Dr. Graf Spee in Kiel. Mit 102 teilweise farbigen Originalholzschnitten. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 9 Mark, Einzelpreis: 11 Mark 50 Pf.
- Lieferung 4: Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane**. 2. Teil. Abteilung II: **Die Muskeln und Fasern des Beckenausganges**. (Männlicher und weiblicher Damm.) Von Prof. Dr. M. Holl in Graz. Mit 34 Original-Abbildungen im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 3 Mark 60 Pf., Einzelpreis: 5 Mark.
- Lieferung 5: Band V: **Sinnesorgane**. Abteilung I: **Haut** (Integumentum commune). Von Prof. Dr. A. von Brunn in Rostock. Mit 117 teilweise farbigen Abbild. im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 4 Mark, Einzelpreis: 5 Mark.
- Lieferung 6: Band V: **Das äussere Ohr**. Von Prof. Dr. G. Schwalbe in Strassburg. Mit 35 teilweise farbigen Abbild. im Text und: **Das Mittelohr und Labyrinth**. Von Prof. Dr. F. Siebenmann in Basel. Mit 66 teilweise farbigen Abbild. im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 7 Mark, Einzelpreis: 9 Mark.
- Lieferung 7: Band IV: **Nervensystem**. Erste bis dritte Abteilung: **Centralnervensystem**. I. Teil: **Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Rückenmarks**. **Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Gehirns**, I. Abschnitt. Von Prof. Dr. Ziehen in Berlin. Mit 94 teilweise farbigen Abbild. im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 11 Mark, Einzelpreis: 14 Mark.
- Lieferung 8: Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane**. I. Teil: **Harnorgane**. Von Prof. Dr. J. Disse in Marburg. Mit 86 Abbildungen im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 6 Mark, Einzelpreis: 7 Mark 50 Pf.
- Lieferung 9: Band VI: **Darmsystem**. I. Abteilung: **Atmungsorgane**. Von Friedrich Merkel in Göttingen. Mit 89 Abbild. im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 6 Mark, Einzelpreis: 7 Mark 50 Pf.
- Lieferung 10: Band IV: **Nervensystem**. Erste bis dritte Abteilung: **Centralnervensystem**. II. Teil: **Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Gehirns**. Von Prof. Dr. Th. Ziehen in Berlin. Mit 123 teilweise farbigen Abbild. im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 4 Mark 50 Pf., Einzelpreis: 6 Mark.
- Lieferung 11: Band II: **Bänder, Gelenke und Muskeln**. Abteilung I: **Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der bewegenden Muskeln**. Von Dr. Rudolf Fick, a. o. Professor und I. Prosektor der Anatomie Leipzig. I. Teil: **Anatomie der Gelenke**. Mit 162 grösstenteils farbigen Abbildungen im Text. Preis: 16 Mark, geb. 18 Mark.
- Lieferung 12: Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane**. 2. Teil. Abteilung II: **Die männlichen Geschlechtsorgane**. Von Prof. Dr. Eberth in Halle a. S. Mit 259 zum Teil farbigen Abbildungen im Text. Preis: 10 Mark.
- Lieferung 13: Band V: **Sinnesorgane**. Abteilung I: **Geruchsorgane (Organon olfactus) und Geschmacksorgan**. Mit Benutzung einiger Vorarbeiten von M. v. Brunn. Von Prof. Dr. E. Kallius in Göttingen. Mit 110 Abbildungen im Text. Preis für die Abnehmer des ganzen Werkes: 5 Mark 40 Pf., Einzelpreis: 6 Mark 40 Pf.

Abdruck aus:  
**Anatomischer Anzeiger.**  
Centralblatt für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.  
Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.  
Herausgegeben von Prof. Dr. Karl von Bardoleben in Jena.  
Verlag von Gustav Fischer in Jena.  
XXVI. Band, No. 20 und 21, 1905.

---

Nachdruck verboten.

**Kritische Bemerkungen über den Bau der roten Blutkörperchen  
der Amphibien.**

Von FRIEDR. MEVES.

**1. Fadenstrukturen.**

Ueber Fadenstrukturen in den roten Blutkörperchen von Amphibien habe ich folgende Angaben aus der Literatur zusammenstellen können.

Der erste, welcher dahin gehende Beobachtungen gemacht hat, ist HENSEN<sup>1)</sup> (1862); er konnte an frischen Froschblutkörperchen,

---

1) HENSEN, Untersuchungen zur Physiologie der Blutkörperchen, sowie über die Zellennatur derselben. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 11, 1862, p. 260.

besonders nach Quetschung derselben, eine den Kern umlagernde „körnige Materie“ erkennen, von der feinkörnige Fäden nach allen Richtungen ausstrahlen, bis sie die Außenwand erreichen.

Diese Angabe findet KNEUTTINGER<sup>1)</sup> (1865) durch eine Beobachtung von RINDFLEISCH<sup>2)</sup> bestätigt, welcher nach Zusatz von Anilin das Austreten eines „Protoplasmaklumpchens“ deutlich gesehen habe; er selbst will ähnliche Bilder durch Harnstoff erzielt haben.

BÖTTCHER<sup>3)</sup> (1866) beschreibt Fadenstrukturen an roten Blutkörperchen von Triton. Nach Behandlung mit einer  $\frac{1}{2}$ -proz. Tanninlösung werden die Blutkörperchen kugelig und zeigen einen großen, unregelmäßig konturierten Kern, der mit zahlreichen starren Fortsätzen rundum besetzt ist. Die Zahl und Länge der Fortsätze variiert. In einem Teil der Blutkörperchen reichen sie bis an die äußere Hülle, die doppelt konturiert erscheint, und stellen eine vollständige Verbindung zwischen Kern und Hülle her. In anderen Blutkörperchen, in denen sie kürzer sind, liegt der stachelichte Kern allem Anschein nach in einem freien Raume, der von der doppelt konturierten Hülle umgrenzt wird. Die einzelnen Fortsätze sind bald in ihrer ganzen Länge vom Kern bis zur Hülle von gleicher Dicke, bald innen dicker und nach außen sich zuspitzend; mitunter sind sie auch gegen die Peripherie gabelig geteilt.

Bei der Besprechung der eben geschilderten Bilder weist BÖTTCHER auf die Beobachtungen HENSENS hin; auf Grund derselben lasse sich der Einwand zurückweisen, daß der Stachelbesatz des Kernes, der durch eine Tanninlösung sichtbar wird, nicht ursprünglich vorhanden, sondern das Produkt einer Gerinnung sei. Im frischen Zustand, sagt BÖTTCHER, haben allerdings ohne Zweifel die vom Kern zur Oberfläche verlaufenden Fäden nicht die starre Beschaffenheit und große Widerstandsfähigkeit wie nach Behandlung mit Tannin, sind vielmehr leicht zerstörbar, fließen zusammen und verkürzen sich, so daß man rasch beobachten muß; sie sind aber darum nichtsdestoweniger präexistierend. In der Gerbsäure von der angegebenen Konzentration meint BÖTTCHER ein Mittel gefunden zu haben, welches diese leicht zerstörbaren Gebilde in den Tritonblutkörperchen derart erstarren mache, daß sie aufs deutlichste sichtbar werden.

Auf Froschblutkörperchen wirkt die Tanninlösung nach BÖTTCHER

1) G. KNEUTTINGER, Zur Histologie des Blutes, Würzburg 1865, p. 20.

2) RINDFLEISCH, Experimentalstudien über die Histologie des Blutes, Leipzig 1863.

3) A. BÖTTCHER, Untersuchungen über die roten Blutkörperchen der Wirbeltiere. VIRCHOWS Archiv, Bd. 36, 1866, p. 367 u. folg.

„nicht ganz in derselben Weise“. Zwar hat BÖTTCHER auch an diesen einen dicht mit Stacheln besetzten Kern, wie bei den Tritonblutkörperchen, gesehen; „allein es waren immer nur einzelne vorhanden, welche sich in der beschriebenen Weise verändert zeigten“.

Nach KOLLMANN <sup>1)</sup> (1873) enthalten die roten Blutkörperchen des Frosches „ein dichtes Gefüge von feinen, nur leicht granulierten Eiweißfäden“, welche zwischen Membran und Kern ausgespannt sind; er beruft sich dafür auf die Bilder, welche KNEUTTINGER durch Harnstoff, BÖTTCHER durch Tannin erhalten hat.

W. KRAUSE <sup>2)</sup> (1876) hat durch Behandlung eines Blutstropfens vom Frosch (noch besser vom Proteus) mit 33-proz. kohlensauren Kali ein „radiärfaseriges Stroma“ in den roten Blutkörperchen dargestellt.

FUCHS <sup>3)</sup> (1877) hat von dem Gerüstbau der Froschblutkörperchen eine ähnliche Vorstellung wie KOLLMANN, für welche er sich gleichfalls auf BÖTTCHER beruft.

Nach PFITZNER <sup>4)</sup> (1883) sind die roten Blutzellen der Amphibien ein Objekt, welches das FLEMMINGSche Mitom der Zellsubstanz „in wunderbarer Deutlichkeit“ veranschaulicht. Der ganze Zellleib derselben „ist erfüllt von einem Fadenwerk von gleichmäßiger Dicke, das sich nach außen an der Zellmembran befestigt“.

Wenn man das Blut verschiedener Tierspecies, namentlich das der Vögel, im Magensaft digeriert, erkennt man nach MOSO <sup>5)</sup> (1887), daß die Blutkörperchen aus einer äußeren Hülle, einer fibrillären, körnigen Gerüstsubstanz und einem Kern bestehen.

CIANCI und ANGIOLELLA <sup>6)</sup> (1887) haben ein Netzwerk in den Blutkörperchen des Frosches durch Pikrinsäure, Hämatoxylin-Eosin

1) KOLLMANN, Bau der roten Blutkörperchen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 23, 1873.

2) W. KRAUSE, Allgemeine und mikroskopische Anatomie, Hannover 1876, p. 327.

3) E. FUCHS, Beitrag zur Kenntnis des Froschblutes und der Froschlymphe. VIRCHOWS Archiv, Bd. 71, 1877, p. 94.

4) W. PFITZNER, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Teilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 22, 1883, p. 658 und 681—682.

5) A. MOSO, Die Umwandlung der roten Blutkörperchen in Leukocyten und die Nekrobiose der roten Blutkörperchen bei der Koagulation und Eiterung. VIRCHOWS Archiv, Bd. 109, 1887, p. 206.

6) C. CIANCI e G. ANGIOLELLA, Sull'intima struttura dei corpuscoli rossi del sangue. Bolletino della Società di Naturalisti in Napoli, Ser. 1, Vol. 1, 1887, p. 71.

(allein oder mit Pikrinsäure kombiniert), durch Fuchsin und durch Anilingrün sichtbar machen können.

H. F. MÜLLER<sup>1)</sup> (1889) beobachtete an Schnitten von in Chromsäure gehärteter Tritonmilz in den roten Blutzellen ein unregelmäßiges System feiner Fasern, welche mitunter ein deutliches Netzwerk bildeten.

LAVDOWSKY<sup>2)</sup> (1893) sah in den Blutkörperchen des Frosches nach Behandlung derselben mit 4-proz. Jodsäure und Neuviktoriagrün bzw. Methylviolett 6 B zuerst einige glänzend grüne oder violette Fäden sich entwickeln, welche in der Nähe des Kernumfanges ihren Ursprung nahmen, strahlenartig in der Zellsubstanz auseinanderwichen, sich teilten und dann, indem sie stellenweise zusammenhingen, ein (von LAVDOWSKY sogenanntes zooides) Netz bildeten.

DRUEBIN<sup>3)</sup> (1893) hat zirkumnukleäre Strahlungen, wie sie BÖTTCHER durch Tanninzusatz besonders in den Blutkörperchen von Triton dargestellt hat, bei Anwendung von oxalsaurem Ammoniak und Methylenblau auch in Froschblutkörperchen durchweg erhalten.

HAMBURGER<sup>4)</sup> (1898 und 1902) kommt durch physikalisch-chemische Betrachtungen zu der Vorstellung, daß die roten Blutkörperchen ein „protoplasmatisches Netz“ enthalten, in dessen Maschen sich ein gefärbter, mehr oder weniger flüssiger Inhalt befindet.

NEGRI<sup>5)</sup> (1902) und RŮŽIČKA<sup>6)</sup> (1903 und 1904) haben Netzstrukturen in roten Blutkörperchen von Amphibien nach vitaler Färbung mit Neutralrot bzw. Methylenblau auftreten sehen.

Einige Autoren, welche Fadenstrukturen in Amphibienblutkörperchen beobachtet haben, wollen nicht entscheiden, inwieweit es sich

1) H. F. MÜLLER, Zur Frage der Blutbildung. Sitzgsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Kl., Bd. 98, Abt. 3, 1889, p. 6.

2) M. LAVDOWSKY, Blut und Jodsäure und der sogenannte Chemotropismus. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. 10, 1893.

3) S. DRUEBIN, Ueber Blutplättchen des Säugetieres und Blutkörperchen des Frosches. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt., Jahrgang 1893, Suppl.

4) H. J. HAMBURGER, Ueber den Einfluß von Salzlösungen auf das Volum tierischer Zellen. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt., Jahrg. 1898, p. 323. — Ders., Osmotischer Druck und Ionenlehre, Wiesbaden 1902.

5) A. NEGRI, Osservazioni sulla sostanza colorabile col rosso neutro nelle emazie dei vertebrati. Memorie del R. Istituto Lombardo di Scienze e Lettere, Cl. d. Scienze mat. e nat., Vol. 19, 1902.

6) VL. RŮŽIČKA, Beiträge zur Kenntnis des Baues der roten Blutkörperchen. Anat. Anz., Bd. 23, 1903. — Ders., Weitere Bemerkungen zur Frage von der Struktur der Erythrocyten. Bulletin internat. de l'Acad. d. Sc. de Bohême, 1904.

dabei um Gerinnungserscheinungen oder präformierte Gebilde handelt; so ARNOLD<sup>1)</sup> (1897), welcher nach Behandlung mit Jodjodkalilösung neben gekörnten Blutkörperchen solche mit mehr fädigem Inhalt beobachtet hat; ferner v. EBNER<sup>2)</sup>, welcher nach Fixierung mit Sublimat, Chromsalzen oder Salpetersäure einen „netzig-wabigen“ Bau erkennen konnte.

Eine dritte Reihe von Autoren sind der Meinung, daß der Zellleib der lebenden Blutkörperchen im morphologischen Sinne homogen sei; sämtliche Strukturen, welche nach Reagentienzusatz sichtbar werden, seien Kunstprodukte.

CUÉNOT<sup>3)</sup> (1889) hält die Blutkörperchen der Batrachier für Bläschen mit flüssigem Inhalt, deren Wand von einer feinen Membran gebildet wird. Die Vorstellungen von einem protoplasmatischen Stroma oder von radiären Fäden sind nach ihm entweder hypothetisch oder beruhen auf irrtümlicher Deutung.

BERGONZINI<sup>4)</sup> (1890) beobachtete retikuläre Strukturen in den roten Blutkörperchen der Amphibien nach Einwirkung von Anilinfarbstoffen (Gentiana- und Methylviolett, EHRICHscher Triazidlösung), ferner von Pikrin-, Chrom- und Salpetersäure, erklärt sie aber für nicht präexistierend.

MACALLUM<sup>5)</sup> (1892) findet, daß das Protoplasma der Blutscheiben von Necturus- und Amblystomalärven bei Anwendung bestimmter Fixierungsmethoden retikuliert erscheint; aber die Feinheit und die Anordnung der Netzbalken sind je nach der Methode verschieden; was beweist, daß das Retikulum ein Artefakt ist.

Nach GRIESBACH<sup>6)</sup> (1892) ist der Leib der roten Blutkörperchen

1) JUL. ARNOLD, Die korpuskulären Gebilde des Froschblutes und ihr Verhalten bei der Gerinnung. VIRCHOWS Archiv, Bd. 148, 1897, p. 476.

2) V. v. EBNER, A. KOELLIKERS Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Bd. 3, 1902, p. 740.

3) L. CUÉNOT, Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. (Première partie: Vertébrés.) Archives de Zoologie expérimentale, Sér. 2, T. 7, 1889, p. 26—28.

4) C. BERGONZINI, Contributo allo studio della struttura e delle alterazioni extravasali dei globuli rossi del sangue. Rassegna di Scienze mediche, Anno 5, 1890.

5) A. B. MACALLUM, Studies on the blood of Amphibia. Transactions of the Canadian Institute, Vol. 2, 1890—91, Toronto 1892, p. 229.

6) H. GRIESBACH, Ueber Plasmastrukturen der Blutkörperchen im kreisenden Blute der Amphibien. Festschrift zum 70. Geburtstage R. LEUCKARTS, 1892, p. 224.



der Amphibien ein „strukturloses Plasmagebilde, welches durch Hämoglobin gleichmäßig gefärbt wird“.

BLOCH<sup>1)</sup> (1901) fand beim Frosch, dessen Blut er auf dem Deckglas an der Luft trocknen ließ und dann mit einer konzentrierten wässerigen oder glycerinigen Lösung von Methylenblau tingierte, bei einer Anzahl von Blutscheiben um den tiefblau gefärbten Kern herum ein äußerst zartes, manchmal ziemlich regulär angeordnetes Netz zierlichster Fäden, hält es aber nicht für präformiert. Jedoch schließt er sich FLEMMING<sup>2)</sup> an, insofern er zugibt, daß der Zellenleib der roten Blutkörperchen, trotzdem er lebend optisch homogen aussieht, eine typische und komplizierte Differenzierung haben könnte.

Zuletzt (1903 und 04) ist WEIDENREICH<sup>3)</sup>, welcher die Blutkörperchen aus Membran und Inhalt bestehen läßt, für eine strukturlose Beschaffenheit dieses Inhalts (abgesehen vom Kern) eingetreten. Alle Fäden oder Granula, die mit Reagentien in den Blutkörperchen nachgewiesen werden, sind nach ihm „keine Strukturbesonderheiten, sondern Gerinnungsformen des Hämoglobins“.

Gegenüber den letztgenannten Autoren, soweit sie das Vorhandensein jeder Struktur in der lebenden Blutzelle in Abrede stellen, verweise ich zunächst auf den Randreifen, an dem ich einen exquisit fibrillären Bau aufgefunden habe<sup>4)</sup>. Dieser läßt sich am einfachsten durch Zusatz einer wässerigen Lösung von Gentianaviolett nachweisen, durch welche die Fibrillen des Randreifens gelockert und gefärbt werden. Ebenso wirken Methylviolett, Kristallviolett und Dahlia.

1) E. BLOCH, Beiträge zur Hämatologie. Zeitschrift für klinische Medizin, Bd. 43, 1901, p. 423.

2) W. FLEMMING, Zelle. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 3, 1893 (Wiesbaden 1894), p. 44.

3) FR. WEIDENREICH, Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe. I. Form und Bau der roten Blutkörperchen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 61, 1903. — Ders., Die roten Blutkörperchen. I. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 13, 1903 (Wiesbaden 1904).

4) FR. MEVES, Zur Struktur der roten Blutkörperchen bei Amphibien und Säugetieren. Anat. Anz., Bd. 23, 1903. — Ders., Die HCNFELD-HENSENSCHEN Bilder der roten Blutkörperchen der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 24, 1904. — Mit Bezug auf anderweitige Strukturen des Randreifens vergl.: FR. MEVES, Weitere Beobachtungen über den feineren Bau des Randreifens in den roten Blutkörperchen des Salamanders. Verh. d. Anat. Ges. Jena 1904. — Ders., Ueber die Wirkung gefärbter Jodsäure auf die roten Blutkörperchen der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 26, 1905.



Abgesehen vom Randeifen sind fibrilläre Strukturen durch die genannten Farbstoffe in der Blutscheibe des Salamanders nicht nachweisbar; beim Frosch dagegen gelingt es, unter den gleichen Bedingungen neben dem Randeifen ein Fadenwerk darzustellen, welches um den Kern herum dichter angesammelt ist.

Handelt es sich nun bei diesem Fadenwerk der Froschblutkörperchen um ein Fällungsprodukt? Ich kann diese Annahme einstweilen nicht wahrscheinlich finden. Die Fibrillen des Randeifens stehen als natürliche Bildungen außer Zweifel. Von einem Farbstoff, der diese Fibrillen intensiv tingiert, darf man wohl erwarten, daß er sichtbar macht, was sonst noch an Filarmasse in der Blutscheibe vorhanden ist. Wäre das im Froschblutkörperchen durch Gentianaviolett darstellbare Fadenwerk<sup>1)</sup> ein Kunstprodukt, so müßte es unter den gleichen Bedingungen auch in den Blutkörperchen des Salamanders auftreten.

Ich möchte demnach vorerst glauben, daß die Blutzellen von Salamander und Frosch insofern verschieden gebaut sind, als diejenigen des Frosches neben dem Randeifen ein Fadengerüst enthalten, während beim Salamander die sämtliche Filarmasse im Randeifen vereinigt ist.

Durch Salpetersäure-Kochsalz und gefärbte Jodsäure lassen sich allerdings auch im Zellenleib der Salamanderblutkörperchen gewundene (zuweilen ringförmige) Fäden sichtbar machen<sup>2)</sup>; diese aber dürften kaum zur Filarmasse im engern Sinne gehören; ich habe von ihnen vermutet, daß sie sich aus Mitochondrien zusammensetzen. Mit diesen Fäden sind möglicherweise die „zooiden Netze“ LAVDOWSKYS<sup>3)</sup> in den Froschblutkörperchen identisch. Es muß übrigens zugegeben werden, daß diese Fadenbildungen gegenüber der Artefaktfrage nicht einwurfsfrei sind.

Dagegen kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die früher beschriebenen Netzwerke, welche durch Reagentien sichtbar gemacht worden sind, größtenteils als Fällungsartefakte gedeutet werden müssen. Bei einem Studium der auf diese Weise entstehenden Strukturen wird man auf ALFR. FISCHER zurückzugehen haben, welcher in seinem Buche „Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas“ (Jena 1899) gezeigt hat, daß der Hauptbestandteil der roten Blutkörperchen, das

1) Eine Abbildung dieses Fadenwerks werde ich demnächst an anderer Stelle geben. — Ich bemerke ausdrücklich, daß ich keineswegs alle Fadenwerke, welche nach Zusatz von Gentianaviolett in den Froschblutkörperchen sichtbar werden, als präformiert ansehe.

2) Verh. d. Anat. Ges. Jena, 1904, p. 39, und Anat. Anz., Bd. 26, 1905, p. 101—102.

3) l. c.

Hämoglobin, aus neutraler Lösung durch die verschiedenen Fixierungsmittel bald in größeren (Salpetersäure, Salpetersäure-Alkohol), bald in feinpunktierten Gerinnselchen (Osmiumsäure, ALTMANNsche Mischung, Pikrinsäure, Chromsäure, Sublimat, Platinchlorid, Formol, Osmiumessigsäure, FLEMMINGS und HERMANNs Mischung, MÜLLERSche Lösung) von plasmatischem Aussehen unlöslich gefällt wird <sup>1)</sup>.

Zu den artefiziellen Netzstrukturen gehören meines Erachtens auch die von NEGRI und RŮŽIČKA beschriebenen.

NEGRI <sup>2)</sup> (1902) hat, nachdem schon vorher von verschiedenen Autoren hauptsächlich in Säugetierblutkörperchen eine chromatophile Substanz auf dem Wege der supravitalen Färbung mit Methylenblau und Neutralrot dargestellt worden war, mit Hilfe dieser Methode das Blut von Repräsentanten sämtlicher Wirbeltierklassen vergleichend untersucht. Bei Frosch und Triton findet er in einem Teil der Blutkörperchen färbare Körnchen, die entweder einzeln im Protoplasma liegen oder zu kleinen Haufen oder kurzen Fäden angeordnet sind; in anderen Blutkörperchen dagegen netzförmig miteinander anastomosierende Fäden, welche meistens regellos im Zellinnern verteilt sind.

RŮŽIČKA (1903) beschreibt in seiner ersten Mitteilung <sup>3)</sup>, bei welcher er von der Arbeit NEGRI's noch keine Kenntnis hat, in Froschblutkörperchen nach Methylenblaufärbung regelmäßige, mit dem Kern in Verbindung stehende Netzwerke, welche von glatten und geraden Balken gebildet werden. Von diesen Netzwerken sagt er in einer weiteren Publikation <sup>4)</sup>, daß sie einen „anderen Charakter“ trügen als die von NEGRI abgebildeten; letztere entsprächen einem mehr oder minder veränderten Zustand; solche Netze, wie er selbst sie beschrieben habe, seien „nur bald nach Anfertigung des Präparates zu sehen“.

Ich bin bei einer Nachuntersuchung genau nach den Vorschriften von RŮŽIČKA verfahren, habe aber bisher immer nur solche Bilder erhalten, wie sie NEGRI beschreibt: Körnchen und kurze körnige Fädchen, die sich, wenn sie massenhafter werden, zu unregelmäßigen gerüstähnlichen

1) l. c. p. 44.

2) A. NEGRI, Osservazioni sulla sostanza colorabile col rosso neutro nelle emazie dei vertebrati. Memorie del R. Istituto Lombardo di Scienze e Lettere, Cl. d. Scienze mat. e nat., Vol. 19, 1902.

3) VL. RŮŽIČKA, Beiträge zur Kenntnis des Baues der roten Blutkörperchen. Anat. Anz., Bd. 23, 1903.

4) VL. RŮŽIČKA, Weitere Bemerkungen zur Frage von der Struktur der Erythrocyten. Bulletin international de l'Acad. d. Sc. de Bohême, 1904.

Bildungen zusammenlagern können. Von diesen aber möchte ich auf Grund ihres Aussehens, ebenso wie BLOCH<sup>1)</sup> von den auf gleiche Weise erhaltenen Strukturen der Säugetierblutkörperchen, annehmen, daß sie Ausscheidungen darstellen, welche Methylenblau bzw. Neutralrot mit Stoffen des Protoplasmas erzeugen<sup>2)</sup>).

Schließlich sind zweifellos als Kunstprodukte die zirkumnukleären Strahlungen aufzufassen, wie sie von BÖTTCHER und DRUEBIN beschrieben worden sind. Daß diese Strahlungen präformiert seien, findet heute wohl nur noch wenig Glauben. Jedoch fehlte es bisher an einer Erklärung, wie sie entstanden sein könnten. Diese Erklärung läßt sich nun auf Grund von Versuchen geben, die A. FISCHER 1899 in seinem oben erwähnten Buch beschrieben hat.

FISCHER hat auf künstlichem Wege Strahlungen in Hollundermark erzeugt.

Das Hollundermark ist bekanntlich ein totes Gewebe, dessen Zellen keine Protoplasma Körper mehr einschließen; sie sind aber doch nicht vollständig leer, sondern enthalten einen blassen, schattenhaften Ballen, welcher nach FISCHER den Kernrest darstellt.

FISCHER injizierte nun Stücke von Hollundermark in einer hier nicht wiederzugebenden Weise mit Lösungen von Albumosen und anderen Eiweißkörpern, und fertigte dünne Schnitte mit dem Rasiermesser an. Diese Schnitte brachte er auf den Objektträger in einen Tropfen eines der üblichen Fixierungsmittel, bedeckte mit einem Deckglas und stellte unter dem Mikroskop eine intakte Markzelle ein. Er beobachtete dann, daß der Kernrest der Markzelle zum Ausgangspunkt einer Strahlenbildung wurde.

Wenn er z. B. eine 3-proz. schwach saure Lösung von Deuteroalbumose in das Mark injiziert hatte und als Fixierungsmittel 1-proz. Osmiumsäure verwandte, so gewährte er schon nach 2—3 Minuten, wie die ersten Strahlen als äußerst zarte homogene oder feingekörnte Fäden an der Oberfläche des Kernrestes anschossen; sie wuchsen dann rasch, in radialer Richtung sich verlängernd, bis zur Zellwand heran.

Ueber das Zustandekommen der Strahlung sagt FISCHER, daß die Bedingungen dafür teils durch die Beschaffenheit des Markes gegeben

1) E. BLOCH, Beiträge zur Hämatologie. Zeitschrift f. klin. Medizin, Bd. 43, 1901, p. 430.

2) Vergl. hierzu die Arbeit von W. PFEFFER, auf welche auch BLOCH hinweist: Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, Bd. 2, Leipzig 1886—1888.

sind, teils durch geeignete Auswahl der Eiweißlösung und des Fixierungsmittels geschaffen werden müssen. Das Mark trägt dadurch zum Experiment bei, daß es mikroskopisch kleine, allseitig umgrenzte Räumchen darbietet, welche, was sehr wesentlich ist, den Kernrest einschließen. Das Fixierungsmittel diffundiert in die mit Eiweißlösung erfüllten Markräume hinein. Zunächst tritt eine Uebersättigung der Eiweißlösung, dann erst Fällung ein. Sobald die Fällungskonzentration am Kernrest erreicht ist, wirkt dieser, als ein heterogener Körper, in derselben Weise wie ein Fremdkörper, der eine übersättigte Salzlösung zur Kristallisation treibt. Daher kommt es, daß die Ausfällung am Kernrest beginnt und von dort gegen die Peripherie fortschreitet<sup>1)</sup>.

Auf Grund der geschilderten Versuche mahnt nun FISCHER gegenüber den fixierten Strahlungen, welche man im Innern von Zellen findet, zur Vorsicht. Manche derselben könnten weiter nichts sein als künstliche Fällungsstrahlungen, da alle Bedingungen für die Entstehung derselben während der Fixierung gegeben seien. Die BÖTTCHERSchen Bilder der Tritonblutkörperchen hat FISCHER nicht gekannt; sonst würde er sie sicher als solche Fällungsstrahlungen, die sie auch meiner Meinung nach zweifellos sind, in Anspruch genommen haben; dazu wäre er um so mehr berechtigt gewesen, als er selbst bereits gefunden hat, daß Hämoglobinslösungen, in Hollundermark injiziert, mit einer großen Zahl von Fixierungsmitteln Strahlungen geben<sup>2)</sup>.

In den Amphienblutkörperchen erzeugen die üblichen Fixierungsmittel bekanntlich keine Strahlung. Die Blutkörperchen quellen darin im allgemeinen nicht auf, so daß sie kugelig werden, sondern behalten ihre Scheibenform. Schon dieser Umstand muß eine Strahlenbildung in ihnen erschweren bzw. unmöglich machen. Ferner aber wird die Strahlung dadurch verhindert, daß die Fixierungsmittel, in der gebräuchlichen Konzentration angewandt, sobald sie in die Blutzelle eintreten, eine allgemeine Fällung hervorrufen.

Wenn FISCHER bei seinen Hollundermarkversuchen teilweise, wie es scheint, mit den gebräuchlichen Konzentrationen der Fixierungsmittel Hämoglobinstrahlungen erhalten hat, so ist zu bedenken, daß er mit einer nur 1—2-proz. Hämoglobinslösung gearbeitet hat. Infolgedessen nimmt hier die Fällungsreaktion einen viel weniger stürmischen

1) Es ist wichtig, zu bemerken, daß eine Uebersättigung statt durch stark wirkende Fixierungsmittel auch schon durch sanfte Umschläge in der chemischen Reaktion der Eiweißlösung herbeigeführt werden kann.

2) Vergl. FISCHER, l. c. p. 215. Nach p. 280 erhält man von Hämoglobin in 2-proz. Lösung Strahlungen, die hinterher durch günstige Abscheidungen mehr oder weniger verdeckt werden.

Verlauf als in den roten Blutkörperchen, deren Gehalt an Hämoglobin ein sehr viel höherer ist.

Bei gleicher Stärke der Eiweißlösung gelingt es, wie FISCHER gezeigt hat, auch mit einem stark fallenden Mittel Strahlungen zu erzeugen, wenn man mit der Konzentration des Mittels herabgeht. Dementsprechend habe ich in den Blutkörperchen von Salamandra Strahlungen durch die üblichen Fixierungsmittel hervorrufen können, indem ich diese möglichst verdünnt anwandte ( $\frac{1}{4}$ -proz. Kaliumbichromat,  $\frac{1}{8}$ -proz. Sublimat<sup>1)</sup>,  $\frac{1}{8}$ -proz. Chromsäure,  $\frac{1}{4}$ -proz. Osmiumsäure etc.). Die Blutkörperchen nehmen dann, indem sie quellen, Kugelform an. Ein Niederschlag tritt nicht sofort in ihnen auf, sondern die Fällungskonzentration kann vorher den Kern erreichen. Damit ist die Möglichkeit für das Zustandekommen einer Strahlung gegeben.

Nach dem Gesagten könnte man glauben, daß die zirkumnukleären Strahlungen als Fixierungsartefakte für die Kenntnis der roten Blutzellen ziemlich belanglos seien. Das ist nun aber insofern nicht der Fall, als sie beweisen, daß die Blutkörperchen von Triton und Salamander keine oder doch nur wenige fädige oder gerüstige Strukturen einschließen<sup>2)</sup>. In den Blutkörperchen des Frosches treten derartige Strahlungen nach BÖTTCHERS Angabe, die ich durchaus bestätigen kann, viel seltener auf. Der Grund dafür könnte sein, daß beim Frosch, wie es auch meiner oben vorgetragenen Meinung entsprechen würde, anders als bei Triton und Salamander<sup>3)</sup> in der Zellsubstanz ein Fadenwerk vorhanden ist, welches die Entwicklung von Fällungsstrahlungen nicht oder nur ausnahmsweise gestattet.

Nun hat allerdings DRUEBIN, wie ich oben berichtet habe, Strahlungsbilder an roten Blutkörperchen des Frosches bei dem von ihm angewandten Verfahren durchweg erhalten. Dieses anscheinend widersprechende Resultat wird aber, wie ich glaube, begreiflich, wenn man erfährt, auf welche Weise es erzielt worden ist. DRUEBIN fügt zu frischem Froschblut so viel oxalsaures Ammoniak zu, daß der Gehalt an diesem Salz 0,2—0,5 Proz. beträgt, zentrifugiert das Gemisch eine halbe Stunde oder läßt es auch ruhig stehen, hellt den blutkörperchen-

1) Ich merke beiläufig an, daß bei Zusatz von  $\frac{1}{8}$ -proz. Sublimat zum frischen Blut die Kerne in einem Teil der Blutkörperchen eine eigentümliche Fragmentierung erleiden; die gleiche Erscheinung habe ich gelegentlich auch bei Zusatz von Gentiana- und Methylviolett beobachtet. Näheres darüber wird an anderer Stelle mitgeteilt.

2) Vergl. hierzu FISCHER, l. c. p. 260—261, 268, 292 und andere Stellen.

3) Die Blutkörperchen von Triton und Salamandra verhalten sich in dieser Beziehung übereinstimmend.



haltigen Teil durch Aetherwasser bis zur vollen Durchsichtigkeit auf und färbt darauf ein Tröpfchen der lackfarbenen Flüssigkeit mit Methylviolett.

Bei einem derartigen Verfahren erscheint es möglich, daß das Fadenwerk der Zellsubstanz zunächst in Lösung geht, wodurch das Hindernis für die Entstehung der Strahlung beseitigt wird, und daß hinterher gelöste Eiweißkörper, die in der Blutzelle vorhanden sind, in Form von Strahlen ausgefällt werden.

## 2. Granuläre Einschlüsse.

Wenn man die roten Blutkörperchen des Feuersalamanders frisch untersucht, findet man im Zelleib derselben an irgend einer Stelle, meistens an einem der beiden Kernpole, ein gelbliches, leicht glänzendes Kügelchen von ca.  $2\ \mu$  Durchmesser; statt eines einzigen beobachtet man häufig auch 2 oder 3, häufig sogar eine größere Anzahl entsprechend kleinerer Kügelchen, welche auf einem Haufen zusammenliegen. Die Kügelchen färben sich intensiv mit wässerigen Lösungen verschiedener Anilinfarben, welche man dem frischen Blut zusetzt. Durch Methylenblau und Neutralrot<sup>1)</sup> werden sie intravital tingiert, (bevor noch der Kern der Blutzelle eine Spur von Färbung angenommen hat). Mit einer Anzahl von Farbstoffen geben sie metachromatische Färbungen; mit Gentiana- und Methylviolett färben sie sich rot, mit Thionin und Toluidinblau rotviolett (bei Anwendung der beiden letztgenannten Farbstoffe erscheinen die Kerne, wenigstens im Beginn der Färbung, hellblau). In der Umgebung der gefärbten Kügelchen tritt häufig nach einiger Zeit ein heller Hof auf; man kann dann vielfach molekulare Bewegung an ihnen wahrnehmen.

Die hier beschriebenen „chromatoiden“ Kügelchen, wie ich sie zu bezeichnen vorschlage, sind meines Wissens zuerst von O. SCHULTZE<sup>2)</sup> (1887) gesehen worden. O. SCHULTZE beobachtete bei Tritonlarven, welche er längere Zeit in einer sehr verdünnten, wässerigen Lösung von Methylenblau (1:100 000—1 000 000) verweilen ließ, „das Auftreten einzelner blauer Körner in den farbigen Blutzellen, die bei denselben Larven auch in ungefärbtem Zustande in den Blutzellen wahrnehmbar sind und für Reste von Dotterkugeln gehalten werden könnten, wenn

1) Bei längerer Einwirkung von Neutralrot treten in der Blutzelle eine Menge roter Kügelchen auf, die aber zweifellos Kunstprodukte darstellen.

2) O. SCHULTZE, Die vitale Methylenblaureaktion der Zellgranula. Anat. Anz., Jahrg. 2, 1887, p. 686.

nicht die gleiche Erscheinung auch bei den erwachsenen Tieren vorhanden wäre“.

Es ist möglich, daß die chromatoiden Kügelchen der Triton- und Salamanderblutzellen den „Paranuklearkörperchen“ entsprechen, welche BREMER<sup>1)</sup> (1895) in den Blutscheiben von Schildkröten beschrieben hat. Immerhin sind eine Reihe von Unterschieden zu verzeichnen. Die roten Blutkörperchen von *Testudo carolina* und *Chelydra serpentina* zeigen nach BREMER, im frischen Zustand untersucht, kleine kugelförmige Gebilde, die in der Substanz des Zelleibes, gewöhnlich in der Nähe eines der beiden Pole, meistens etwas seitwärts von ihnen, manchmal auch neben dem Kerne, d. h. in oder nahe dem verlängerten kurzen Durchmesser desselben liegen. „Unmittelbar nach der Entnahme des Blutes, vorzugsweise wenn man schnell manipuliert, nimmt man nur ein einziges derartiges Körperchen für je einen Erythrocyten wahr. Nach einigen Minuten jedoch, und noch mehr nach einigen Stunden, sieht man Erythrocyten, welche mehrere Kügelchen von anscheinend derselben Art und Größe enthalten.“ Diese neuentstandenen Gebilde sind nach BREMER Kunstprodukte. „Sie sind entweder zertrümmerte Fragmente des Paranuklearkörperchens, welches sich beim Absterben des Erythrocyten in 2, 3 und mehr Kügelchen teilt, oder es sind Vakuolen, in dem Sinne, den man gewöhnlich mit diesem Worte verknüpft“; drittens sollen es nach BREMER „auf- oder eingelagerte Fibrinkugeln“ sein können.

Im Zentrum des noch ungeteilten Paranuklearkörperchens ist schon im frischen Zustand ein winziges, punktförmiges Gebilde sichtbar. Dieses letztere nimmt, wenn man ein in der gewöhnlichen Weise ausgestrichenes und erhitztes (125°) Präparat in einer im Original nachzusehenden Weise mit Eosin-Methylenblau oder Fuchsin-Methylgrün färbt, einen spezifischen, obschon schwachen Farbenton an, während die es umgebende, kugelförmige Substanz völlig farblos erscheint. „Ist, wie dies manchmal geschieht, die letztere in eine Anzahl kleiner Kugeln, sage 3 oder 4, zerfallen, so zeigt sich das färbbare Körperchen nicht. Es ist in diesem Falle entweder aufgequollen und unfärbbar geworden, oder es ist aus der es umgebenden Masse ausgetreten.“

Was die Natur des Paranuklearkörperchens anlangt, so hat BREMER in seiner ersten Arbeit die Meinung geäußert, daß das Zentralkügelchen desselben ein aus dem Kern in das „Diskoplasma“

1) L. BREMER, Ueber das Paranuklearkörperchen der gekerntten Erythrocyten, nebst Bemerkungen über den Bau der Erythrocyten im allgemeinen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 45, 1895.

ausgewandeter Nucleolus oder ein Nucleolusfragment sei; die einhüllende Substanz sei dem Kern entnommen. In einer weiteren Mitteilung<sup>1)</sup> (1895) spricht er auf Grund der Untersuchungen von DEHLER<sup>2)</sup>, durch welche „Zentralkörperchen“ mit „Sphären“ in roten Blutkörperchen des Hühnerembryo nachgewiesen wurden, die Ueberzeugung aus, daß das Paranuklearkörperchen als „Zentrosom“ aufzufassen sei. Er zieht daher den Ausdruck „Paranuklearkörperchen“ zurück und substituiert für denselben „Zentrosom der gekerntten roten Blutzelle“.

Hierzu ist weiter anzuführen, daß APÁTHY<sup>3)</sup> 1897, im Anschluß an einen Vortrag über die Bedeutung der Zentrosomen, rote Blutzellen des erwachsenen Salamanders demonstriert hat, in welchen er „Zentrosomen“ bereits im Jahre 1895 entdeckt und im histologischen Praktikum seinen Schülern gezeigt habe. Es wurden Präparate vorgelegt: a) nach Fixierung des Blutes mit HERMANNScher Flüssigkeit und Tinktion mit Safranin b) nach Fixierung des auf den Objektträger aufgestrichenen Blutes durch Trocknen an der Luft ohne Erwärmen und Tinktion nach der Dreifachfärbungsmethode des Vortragenden (Hämäteinfärbung I A + Rubin + Ammoniumpikrat).

Ich zweifle nicht im geringsten, daß diejenigen Gebilde, welche APÁTHY hier demonstriert hat, mit den von O. SCHULTZE und mir beschriebenen „chromatoiden“ Kügelchen identisch sind. Von diesen aber glaube ich ebensowenig wie von den BREMERschen Paranuklearkörperchen, daß sie „Zentrosomen“ vorstellen; ich möchte vielmehr annehmen, daß sie aus Nukleolensubstanz bestehen, wie BREMER anfangs mit Bezug auf das Zentralkügelchen seines Paranuklearkörperchens vermutet hat.

In den letzten Jahren ist in nunmehr schon zahlreichen Fällen beobachtet worden, daß Nukleolen im Beginn der Teilung aus dem Kern ins Cytoplasma übertreten können; hier können sie liegen bleiben und der allmählichen Auflösung anheimfallen<sup>4)</sup>. Solche ausgestoßenen

1) L. BREMER, Die Identität des Paranuklearkörperchens der gekerntten Erythrocyten mit dem Zentrosom. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 46, 1895.

2) A. DEHLER, Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der roten Blutkörperchen beim Hühnerembryo. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 46, 1895.

3) Protokollauszug der am 2. April 1897 abgehaltenen naturwissenschaftlichen Fachsitzung der medizinisch-naturwissenschaftlichen Sektion. Sitzungsberichte der mediz.-naturw. Sektion des Siebenbürg. Museumsvereins, Jahrg. 22, 1897, II., Naturwissensch. Abt.

4) Die Literatur bis 1898 inkl. findet sich in meinen Berichten über Zellteilung zitiert: Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 6,



und „verrottenden“ Nukleolen könnten auch die chromatoiden Kügelchen der Triton- und Salamanderblutkörperchen sein. Jedenfalls kann schon aus der starken intravitalen Färbbarkeit derselben geschlossen werden, daß es sich um abgestorbene Elemente handelt.

Schließlich ist noch zu bemerken, daß auch WEIDENREICH<sup>1)</sup> die chromatoiden Kügelchen der Salamanderblutkörperchen nach Zusatz von Gentianaviolett zu Gesicht bekommen, aber irrtümlicherweise als Kunstprodukte (tröpfchenförmige Ausfällungen aus dem „Inhalt“ des Blutkörperchens, welche infolge des Farbstoffzusatzes entstehen) gedeutet hat.

### 3. Zonenbau.

Ein Zonenbau ist an den roten Blutkörperchen der Amphibien von AUERBACH (1890) und GIGLIO-TOS (1897) beschrieben worden.

Nach AUERBACH<sup>2)</sup> ist der Raum zwischen der Zellmembran<sup>3)</sup> und dem Kern ausgefüllt von zwei gesonderten, d. h. im morphologischen Sinne auseinanderzuhaltenden Substanzen. „In Sublimatpräparaten, besonders schön in solchen, die mit einer 1-proz. wäßrigen Lösung behandelt wurden, aber auch in Pikrinsäurepräparaten zeigen sich jene beiden Bestandteile der Zellsubstanz als zwei konzentrische, scharf gegeneinander abgegrenzte Schichten . . . Es sind also nächst der Zellmembran eine Corticalschicht und eine Marksubstanz als Bestandteile des Zellenleibes zu unterscheiden. Die Corticalschicht besteht an nicht tingierten Sublimatpräparaten aus einer strukturlosen, glänzenden, durch das Hämoglobin rotgelb gefärbten Substanz. Sie enthält alles Hämoglobin des Blutkörperchens . . .“

„Die Marksubstanz andererseits . . . ist farblos. In Sublimatpräparaten erscheint sie von zerstreuten dunkeln Körnchen durchsetzt, in Pikrinpräparaten hingegen ganz klar, so daß sie wie eine große Höhle aussieht.“

Nach AUERBACH ist sie offenbar der Rest des „Bildungsprotoplasmas“ der Zelle, „von dem sich ein anderer Teil zu der spezifisch funktionierenden, hämoglobinösen Corticalsubstanz differenziert hat.“

1896, p. 297 u. 312, und Bd. 8, 1898, p. 460 u. 479. Vgl. außerdem: A. FISCHER, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena 1899, p. 241—247.

1) FR. WEIDENREICH, Die roten Blutkörperchen. I. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 13, 1903, p. 66.

2) L. AUERBACH, Ueber die Blutkörperchen der Batrachier. Anat. Anz., Bd. 5, 1890, p. 573.

3) Die roten Blutkörperchen der Batrachier sind nach AUERBACH mit einer Zellmembran „im vollen und scharfen Sinne des Wortes“ ausgestattet.

Die Frage, ob die konzentrische Anordnung der beiden Substanzen ganz dem natürlichen Zustande entspricht, will AUERBACH offen lassen. „Jedenfalls aber bringt uns die beschriebene Erscheinung die beiden Substanzen, aus welchen der Zellenleib der Blutscheiben zusammengesetzt ist, in einer sehr schönen und klaren Weise zur Anschauung.“

GIGLIO-Tos<sup>1)</sup> gibt von dem Bau der kernhaltigen elliptischen Blutkörperchen folgende Darstellung.

Der Kern ist auf allen Seiten von einer fast farblosen „hämoglobinogenen“ Substanz umgeben, welche eine Dicke von 1—2  $\mu$  hat. Um Kern und hämoglobinogene Substanz zieht sich ein das Hämoglobin enthaltender elastischer Ring, der die zentralen Partien der Scheibe frei läßt. Das Ganze umgibt eine sehr feine Membran.

Die „hämoglobinogene“ Substanz kann man nach GIGLIO-Tos schon am frischen Präparat wahrnehmen. Die lebende Blutzelle erscheint nicht gleichmäßig hämoglobinfarben, sondern zeigt eine zentrale farblose Partie, welche den nicht sichtbaren Kern enthält; letzterer ist deshalb nicht zu erkennen, weil die „hämoglobinogene“ Substanz, in welcher er liegt, dasselbe Lichtbrechungsvermögen hat wie er selbst. Die Grenzen zwischen dieser und dem hämoglobinfarbenen Ring sind wegen des annähernd gleichen Lichtbrechungsvermögens beider nicht deutlich, werden es aber, infolge Aenderung der Lichtbrechung, bei Anwendung bestimmter Reagentien, welche die Blutkörperchen koagulieren. Von solchen nennt GIGLIO-Tos in erster Linie Sublimat, ferner 2-proz. Osmiumsäure, gesättigte Lösung von Pyrogallussäure, 2-proz. Borsäure und LUGOLSche Lösung.

Den überzeugendsten Beweis für die Existenz der von ihm sogenannten hämoglobinogenen Substanz fand GIGLIO-Tos in einem Präparat, welches er nicht zu konservieren vermochte; auch glückte es ihm nicht, es ein zweites Mal zu erhalten. Er hatte auf einen Objektträger einen Tropfen ALTMANNscher Flüssigkeit gesetzt, einen kleinen Tropfen Blut von Triton punctatus hineingebracht und dann mit größter Schnelligkeit eingedeckt, wobei er einen geringen Druck ausübte. Bei der mikroskopischen Untersuchung konstatierte er dann, daß einige der Blutkörperchen, die geborsten waren, infolge des Druckes die „hämoglobinogene“ Substanz hatten austreten lassen, bevor sie koagulierte war. Sie hatte sich in feinste Fäden verlängert, von denen einige sich miteinander verbunden hatten<sup>2)</sup>.

1) E. GIGLIO-Tos, La struttura e l'evoluzione dei corpuscoli rossi del sangue nei vertebrati. Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino, Anno 1896—97, p. 51.

2) Man vergleiche hierzu GIGLIO-Tos, l. c. Taf. I, Fig. 5.

Zu der eben referierten Darstellung von GIGLIO-Tos habe ich zunächst zu bemerken, daß ich mich von der Existenz einer den Kern umgebenden ungefärbten Zone am lebenden Blutkörperchen nicht habe überzeugen können.

Wenn man einen Tropfen Salamanderblut und einen Tropfen einer 1-proz. Sublimatlösung zusammen eindeckt, findet man an der Berührungsstelle beider Flüssigkeiten im Inneren der meisten Blutkörperchen eine helle, körnig aussehende Substanz, welche jedoch gewöhnlich den Kern nicht gleichmäßig umgibt, sondern mehr auf einer Seite desselben angehäuft ist. In Kantenansichten konstatiert man, daß diese Substanz eine Verdickung bez. Auftreibung der Blutscheibe bedingt. Die umgebende hämoglobingefärbte Substanz ist in der Regel über ihr geborsten oder deckelförmig abgehoben.

In Ausstrichpräparaten von Salamanderblut, die mit 1-proz. Sublimatlösung behandelt sind, kann man nach dem Auswaschen des Reagens die beiden Substanzen durch Färbung verdeutlichen. Bei Anwendung von Eisenhämatoxylin ist es mir zuweilen gelungen, die Corticalschicht bei der Differenzierung fast völlig zu entfärben, während die Markschicht einen blaugrauen Ton behielt. In solchen Ausstrichpräparaten ist die Anordnung der beiden Zonen um den Kern meistens eine mehr konzentrische, entspricht also mehr der von AUERBACH und GIGLIO-Tos gegebenen Darstellung. Hier kann man ferner häufig, besonders, wenn man eine geeignete Färbung hat folgen lassen, ähnliche Bilder beobachten, wie sie GIGLIO-Tos einmal und nicht wieder erhalten hat; man sieht, wie die Marksubstanz durch die Corticalschicht einen oder mehrere Fortsätze nach außen sendet, welche mit denjenigen benachbarter Zellen in Verbindung treten.

Auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen möchte ich den durch Sublimat erhaltenen Bildern folgende Deutung geben. Ich stelle nicht nur die vitale Existenz zweier konzentrischer Zonen in Abrede, sondern bezweifle auch, daß die beiden Substanzen, welche nach Sublimatbehandlung sichtbar werden, in der Blutzelle vorher morphologisch gesondert vorhanden sind. Was als „Corticalschicht“ erscheint, ist das momentan koagulierte Eiweiß, in erster Linie das Hämoglobin, der Blutzelle; das Auftreten der „Marksubstanz“ wird meines Erachtens lediglich durch „Quellung“ bedingt (hat seine Ursache in der „wasseranziehenden Kraft“ des Blutkörperchens, welche durch die Koagulation der Eiweißstoffe nur wenig geändert wird). Die osmotisch wirksamen Stoffe, welche das erstarrte Protoplasma durchtränken, bewirken, daß Flüssigkeit ins Zellinnere aufgenommen wird. Diese Flüssigkeit kann sich innerhalb des koagulierten Protoplasmas nicht verteilen, weil dieses



eine kohärente Masse bildet; sie sammelt sich daher, meistens, indem sie die erstarrte Zellsubstanz sprengt, zwischen dieser und dem Kern an; eventuell (im Ausstrichpräparat) kann sie sogar durch Risse der „Corticalschicht“ nach außen durchtreten.

#### 4. Zur Membranfrage.

Was die Frage nach dem Vorhandensein einer Membran anlangt, so vertrete ich nach wie vor den Standpunkt, daß den roten Blutkörperchen der Amphibien eine solche nicht zukommt<sup>1)</sup>. Verschiedene Autoren, die hier eine Membran beschrieben haben, sind wahrscheinlich durch den Randreifen irreführt worden, welcher in Flächenansichten der Blutkörperchen eine relativ dicke Membran vortäuschen kann; so z. B. RANVIER<sup>2)</sup>, wenn er sagt, daß die Blutkörperchen der Amphibien nach dem Zusatz verschiedener Reagentien einen doppelten peripheren Kontur erkennen lassen, welcher so deutlich ist, daß man berechtigt ist, ihnen eine Grenzschicht von beträchtlicher Dicke zuzuschreiben; ferner AUERBACH<sup>3)</sup>, nach welchem die Blutkörperchen der Batrachier ein „sprechendes Beispiel“ dafür liefern, daß eine Zellmembran auch einzelnen Arten tierischer Zellen zukommen kann.

LAVDOWSKY<sup>4)</sup> dagegen, welcher Froschblutkörperchen mit gefärbter Jodsäure behandelte, hat nicht den Randreifen selbst, sondern, wie ich kürzlich gezeigt habe, ein Körnerband, welches die konvexe Seite des Randreifens bedeckt, als Membran beschrieben.

Dagegen dürfte WEIDENREICH, der neuerdings für das Vorhandensein einer Membran eintritt, in seiner ersten Arbeit<sup>5)</sup> (1903)

1) Jedoch bin ich geneigt, das Vorhandensein einer dichteren Grenzschicht („crusta“) zuzugeben; diese besitzt aber jedenfalls im allgemeinen keine so große Konsistenz, daß sie den „mechanischen Bestrebungen der Oberflächenspannung“ zu widerstehen vermag. Von den Säugetierblutkörperchen dagegen, die ich noch immer — trotz WEIDENREICH — für bikonkave Scheiben halte, möchte ich bis auf weiteres annehmen, daß sie eine festere, membranartige Wandschicht besitzen. Die Gründe, die mich zu dieser Annahme bewegen, gedenke ich später auseinanderzusetzen.

2) L. RANVIER, Recherches sur les éléments du sang. Archives de Physiologie, Ann. 7, 1875, p. 7.

3) L. AUERBACH, Ueber die Blutkörperchen der Batrachier. Anat. Anz., Jahrg. 5, 1890, p. 573.

4) M. LAVDOWSKY, Blut und Jodsäure und der sogenannte Chemotropismus. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. 10, 1893.

5) FR. WEIDENREICH, Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe. I. Form und Bau der roten Blutkörperchen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 61, 1903.

kaum irgend etwas vom Randreifen zu Gesicht bekommen haben. WEIDENREICH findet (l. c. p. 488) die Annahme, daß auch den Amphibienblutkörperchen eine Membran zukommt, durch ein paar nicht gerade neue Versuche (Zusatz von Wasser und von Tanninlösung) „so klar bewiesen“, daß er seine „Verwunderung darüber aussprechen muß, wie man nur einen Augenblick sich darüber täuschen konnte“.

Gegen die Präexistenz der auf diese Weise nachweisbaren Membranen ist nun aber bekanntlich schon häufig eingewandt worden, was auch von den Membrananhängern meistens bereitwillig zugegeben wird, daß sie Niederschlagsmembranen<sup>1)</sup> sein könnten.

Ich gedenke eventuell bei späterer Gelegenheit auf diese und andere Argumente WEIDENREICHs näher einzugehen. Hier will ich mich nur noch mit einem von WEIDENREICH gebrachten Hinweis beschäftigen, welcher nach der Meinung dieses Autors offenbar geeignet ist, jeden Widerspruch gegen die Existenz einer Membran zum Schweigen zu bringen. WEIDENREICH sagt, er habe sich mit seiner Ansicht, daß die roten Blutkörperchen eine Membran besitzen, „ganz auf den Boden der modernen Physiologie gestellt“<sup>2)</sup>, die „zur Erklärung der osmotischen Druckphänomene“ diese Annahme mache. Derselbe Hinweis kehrt an verschiedenen Stellen wieder<sup>3)</sup>, woraus hervorgeht, daß WEIDENREICH ihm großes Gewicht beilegt.

Es läßt sich nun aber leicht zeigen, daß hier ein Mißverständnis zu Grunde liegt. WEIDENREICH verwechselt histologische Membran und „Plasmamembran“.

1) Bei dem Versuch, die Erscheinungen zu erklären, welche bei vorsichtigem Wasserzusatz auftreten, bin ich (Anat. Anz., Bd. 24, 1904, p. 473) von der Annahme ausgegangen, daß eine Niederschlagsmembran sich bildet, nachdem die Blutzelle kugelig geworden ist. Hierzu möchte ich ergänzend bemerken, daß eine Verdichtung der Zelloberfläche schon auf einem früheren Stadium eingetreten sein muß (vorausgesetzt, daß eine solche nicht von vornherein vorhanden ist); denn anders ist es nicht zu verstehen, wie die quellende Blutscheibe die Form einer Kugel annehmen kann (und zwar einer Kugel, deren Durchmesser kleiner ist als der Längsdurchmesser der Scheibe).

2) Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 13, 1903 (Wiesbaden 1904), p. 21, oben.

3) Siehe z. B. p. 21, 34, 39 des WEIDENREICHschen Berichtes (Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 13). — Im Eingang einer eben erschienenen Mitteilung von WEIDENREICH in den Folia haematologica, Jahrg. 2, 1905 (Ueber die Form der Säugererythrocyten und die formbestimmenden Ursachen) heißt es, daß die „moderne Physiologie“ die Membran „als notwendiges Postulat zur Erklärung der osmotischen Druckphänomene der roten Blutkörperchen fordert“.



PFEFFER<sup>1)</sup> nimmt bekanntlich an, daß das Protoplasma an seiner Oberfläche von einer „Plasmahaut“ oder „Plasmamembran“ bekleidet ist, welche über Aufnahme oder Nichtaufnahme einer gelösten Substanz entscheidet. Eine solche Plasmahaut würde sich nach PFEFFER an allen pflanzlichen Protoplasmakörpern finden, mögen sie außerdem noch von einer Cellulosemembran bekleidet sein oder nicht; ebenso aber auch an Amöben, Rhizopoden und an den Leukocyten des Blutes, also an Zelleibern, welche die Tierhistologie als nackt oder membranlos bezeichnet. — Die Plasmahaut besitzt im allgemeinen nur „minimale und unmeßbare Dicke“; „zur Erreichung der diosmotischen Erfolge reicht theoretisch eine einfache oder doppelte Molekularschicht aus“<sup>2)</sup>. — Bei Durchschneidung eines Myxomyceten wird die Plasmahaut an der Schnittfläche aus dem Cytoplasma heraus neugebildet<sup>3)</sup>.

Es ist demnach klar, daß diese Plasmahaut oder Plasmamembran etwas ganz anderes ist als die viel umstrittene histologische Membran der roten Blutkörperchen. Die roten Blutkörperchen der Amphibien haben selbstverständlich, wenn wir die PFEFFERSche Hypothese acceptieren, ebenfalls eine Plasmahaut; sie könnten aber darum nichtsdestoweniger im histologischen Sinne ebenso nackt oder membranlos sein wie z. B. die Leukocyten.

Daß die „moderne Physiologie“ nicht zu Gunsten einer histologischen Membran ins Feld geführt werden kann, beweist auch folgendes Zitat, welches ich einer Arbeit von KOEPPE<sup>4)</sup> entnehme.

KOEPPE sagt (l. c. p. 44): Aus der Abhängigkeit des Volumens der roten Blutkörperchen vom osmotischen Druck der Lösung, in welcher sie suspendiert sind, mußte gefolgert werden, daß die roten Blutscheiben sich genau so verhalten, als wenn sie von einer „halbdurchlässigen Wand“ umgeben wären.

„Wenn sonst nun schon kurzer Hand die ‚halbdurchlässigen Wände‘ als im Organismus wirklich vorhandene bezeichnet werden, so ist dies doch nur in diesem bedingten Sinne zu verstehen, nämlich unter vorläufig ‚vollständigem Beiseitelassen irgend einer Vorstellung von der Form, Ausdehnung oder chemischen Natur dieser ‚Wände‘. Hierin liegt eine gewisse Gefahr: wir operieren leicht mit dem Begriff

1) W. PFEFFER, Osmotische Untersuchungen, 1877.

2) W. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. 1, 1897, p. 93.

3) W. PFEFFER, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen. Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Math.-phys. Kl., Bd. 27, Math.-nat. Kl., Bd. 16, 1891, p. 193.

4) H. KOEPPE, Ueber das Lackfarbenwerden der roten Blutscheiben. PFLÜGERS Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 99, 1903.

‚halbdurchlässige Wand‘ als etwas nicht bloß dem Sinne, sondern auch dem Buchstaben nach Bewiesenen, erinnern uns nicht mehr des Hypothetischen dieses Begriffes und identifizieren wo möglich die ‚Wand‘ mit ‚Membran‘. Eine solche Auslegung würde dann folgerichtig denken, ich stellte mir ein rotes Blutkörperchen als eine von einer halbdurchlässigen Membran umkleidete Hämoglobinlösung (mit einigen Salzen und Eiweiß) vor. Das ist ganz und gar nicht der Fall!“ etc.

Von der Plasmahaut pflanzlicher Zellen hat OVERTON<sup>1)</sup> die weitere Hypothese begründet, daß sie mit fettartigen Stoffen imprägniert sei. ALBRECHT<sup>2)</sup> hat diese Vorstellung auf Grund mikroskopischer Beobachtungen, KOEPPE<sup>3)</sup>, gestützt auf physiologische Experimente, auf die Plasmahaut der roten Blutkörperchen zu übertragen gesucht.

Mit Bezug auf die von ALBRECHT beobachteten Erscheinungen (bei Erwärmung, Zusatz von Kalilauge etc.) möchte ich bemerken, daß sie mir die von ihm gezogenen Schlüsse durchaus nicht zu fordern scheinen.

Kiel, Anfang März 1905.

---

1) E. OVERTON, Studien über die Aufnahme von Anilinfarben durch die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 34, 1900.

2) E. ALBRECHT, Die Hülle der roten Blutkörperchen, ihre physiologische und pathologische Bedeutung. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphologie u. Physiologie in München, 1908.

3) l. c.





Verlag von Gustav Fischer in Jena.

# Jahresberichte über die Fortschritte der **Anatomie und Entwicklungsgeschichte.**

In Verbindung mit

Prof. Dr. VON BARDELEBEN-Jena, Dr. RUD. BURCKHARDT-Basel, Dr. EGGELING-Jena, Prof. Dr. EISLER-Halle a. S., Prof. Dr. FELIX-Zürich, Prof. Dr. R. FICK-Leipzig, Prof. Dr. ALFRED FISCHL-Prag, Dr. EUGEN FISCHER-Freiburg i. Br., Prof. Dr. FÜRST-Lund, Dr. GEBERG-Kasan, Dr. GEBHARD-Halle a. S., Dr. A. GURWITSCH-Bern, Prof. Dr. HOLL-Graz, Prof. Dr. HOYER-Krakau, Dr. KÖRNICKE-Bonn, Prof. Dr. W. KRAUSE-Berlin, Prof. Dr. KÜKENTHAL-Breslau, Dr. LUBOSCH-Jena, Dr. MOLLIÉ-München, Dr. NEUMAYER-München, Prof. Dr. OBERSTEINER-Wien, Prof. Dr. OPPEL-Stuttgart, Prof. Dr. GAKUTARO OSÄWA-Tokio, Dr. PETER-Breslau, Prof. Dr. SCHAFFER-Wien, Dr. SCHIEFFERDECKER-Bonn, Prof. Dr. E. SCHMIDT-Jena, Dr. E. SCHWALBE-Heidelberg, Prof. Dr. SOLGER-Greifswald, Prof. Dr. Graf SPEE-Kiel, Dr. STAHR-Breslau, Prof. Dr. STÖHR-Würzburg, Prof. Dr. THILENIUS-Breslau, Dr. R. THOMÉ-Strassburg, Prof. Dr. H. VIRCHOW-Berlin, Prof. Dr. WEIDENREICH-Strassburg, Prof. Dr. ZANDER-Königsberg, Prof. Dr. ZIEHEN-Halle a. S., Prof. Dr. ZUCKERKANDL-Wien

herausgegeben von

**Dr. G. Schwalbe,**

o. ö. Professor d. Anat. und Direktor d. anatom. Instituts d. Universität Strassburg i. E.

Von der Neuen Folge sind bisher erschienen:

**Neue Folge. Erster Band.**

**Litteratur-Verzeichnis für die Jahre 1892, 1893, 1894, 1895.**

bearbeitet von

**Dr. Konrad Bauer**

in Strassburg.

Preis: 16 Mark.

**Neue Folge. Zweiter Band. Zwei Abteilungen.**

**Litteratur 1896.**

Preis: 30 Mark.

Titel, Inhaltsverzeichnis und Register für den vollständigen zweiten Band sind der zweiten Abteilung beigelegt worden. Für diejenigen Abnehmer der Jahresberichte, die sich den zweiten Band in zwei Abteilungen binden lassen wollen, wurden jeder Abteilung Titel beigegeben.

**Neue Folge. Dritter Band.**

**Litteratur 1897.**

Preis: 36 Mark.

**Neue Folge. Vierter Band. Drei Abteilungen.**

**Litteratur 1898.**

Preis: 42 Mark.

**Neue Folge. Fünfter Band. Drei Abteilungen.**

**Litteratur 1899.**

Preis: 50 Mark.

**Neue Folge. Sechster Band. Drei Abteilungen.**

**Litteratur 1900.**

Preis: 51 Mark.

**Neue Folge. Siebenter Band. Drei Abteilungen.**

**Litteratur 1901.**

Preis: 52 Mark.

**Neue Folge. Achter Band. Drei Abteilungen.**

**Litteratur 1902.**

Preis: 62 Mark.

**Neue Folge. Neunter Band. Drei Abteilungen.**

**Litteratur 1903.**

Bisher erschien Abteilung I und II. Preis für diese beiden Abteilungen 80 Mark.

In Kürze erscheint Abteilung III.

**Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere.**

In Verbindung mit Amann, Ballowitz, Braus, Burckhard, Disselhorst, Eggeling, Hoyer, Kallius, Krause, Poll, Reinke, Schäffer, Studnicka, Ziehen. Zimmermann, herausgegeben von Dr. med. **Albert Oppel**, prakt. Arzt in Stuttgart, a. o. Professor.

— **Vierter Teil. Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane.** Von Dr. **Rudolf Disselhorst**, Prof. der Univ. Halle a. S. Mit 435 Textabbildungen und 7 lithogr. Tafeln. 1904. Preis: 20 Mark.

— **Fünfter Teil. Die Parietalorgane.** Von Dr. **F. K. Studnicka** Brunn. Mit 134 Textabbildungen und 1 lithogr. Tafel. Preis: 8 Mark.

**Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (*Lacerta agilis*).**

Von **Karl Peter** in Breslau. Mit 4 Tafeln und 14 Figuren im Text. 1904. (Bildet zugleich Heft IV der „Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere“, herausgegeben von Prof. Dr. F. Keibel, Freiburg i. Br.) 1904. Preis: 25 Mark.

**Die Säugetiere.** Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Von Dr. **Max Weber**, Professor der Zoologie in Amsterdam. Mit 567 Abbildungen. 1904. Preis: 20 Mark, geb. 22 Mark 50 Pf.

Das vorliegende Lehrbuch beabsichtigt eine Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Säugetiere.

Es legt daher den Schwerpunkt auf den Bau und die zeitliche und örtliche Verbreitung der Tiergruppe.

Die Disposition dieses Buches ist folgende: Auf einen allgemeinen Teil, der sich mit den Grundzügen des Baues und der Entwicklung der Säugetiere beschäftigt, folgt der umfangreichere spezielle Teil. Einer jedesmaligen Uebersicht über ihre anatomischen Merkmale, mit eingeflochtenen bionomischen Bemerkungen, folgt die Diagnose der Ordnung und ihre geographische Verbreitung. Hieran schließt sich der taxonomische Teil, der zunächst die systematische Verteilung, meist in Form dichotomischer Tabellen, darlegt. Hierdurch wird die Charakterisierung der wichtigsten Genera und Species eingeleitet, mit besonderer Berücksichtigung der nordeuropäischen Fauna. Den jedesmaligen Schluss einer Ordnung bildet ihre Vorgeschichte, die eine kurze Uebersicht gibt über ihre fossilen Vorgänge und Verwandten.

**Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der achtzehnten Versammlung in Jena, vom 18. bis 21. April 1904.**

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben von Prof. Dr. **Karl v. Bardeleben**, Schriftführer der Gesellschaft. Mit 1 Tafel und 62 Abbildungen im Text. Ergänzungsheft zum XXV. Band, 1904, des Anatomischen Anzeigers. Preis für die Abnehmer des Anatomischen Anzeigers und die Mitglieder der Gesellschaft: 4 Mark 80 Pf., im Einzelverkauf: 6 Mark 40 Pf.

**Die Inlandstämme der Malayischen Halbinsel.** Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise durch die vereinigten Malayischen Staaten. Von Dr. **Rudolf Martin**, a. o. Professor der Anthropologie und Direktor des anthropologischen Institutes der Universität Zürich. Mit 137 Textabbildungen, 26 Tafeln und 1 Karte. Preis: 60 Mark.

**Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel.**

Mit Unterstützung des Herrn Dr. **Paul von Ritter** ausgeführt in den Jahren 1891–1893 von **Richard Semon**. Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier. II. 2. Teil. I. Lieferung.** (Des ganzen Werkes Lieferung 22.) Mit 36 lithographischen Tafeln und 162 Abbildungen im Text. Text und Atlas. Preis: 80 Mark.

Inhalt: G. Alexander, Entwicklung und Bau des inneren Gehörorgans von *Echidna aculeata*. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbeltierohres. — **Rudolf Disselhorst**, Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialien. — **Franz Keibel**, Zur Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates von *Echidna aculeata* var. *typica*. — **Franz Keibel**, Zur Entwicklung der Leber, des Pankreas und der Milz bei *Echidna aculeata* var. *typica*.

59.14.14:79

CONTRIBUTIONS FROM THE ZOÖLOGICAL LABORATORY OF THE  
MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY AT HARVARD  
COLLEGE. E. L. MARK, DIRECTOR.

No. 167.

16

A CASE OF ABNORMAL VENOUS SYSTEM IN  
NECTURUS MACULATUS.

BY THEODORE H. ROMEISER.

FROM THE AMERICAN NATURALIST, VOL. XXXIX. No. 462.

CAMBRIDGE, MASS., U. S. A.  
JUNE, 1905.



A CASE OF ABNORMAL VENOUS SYSTEM IN  
*NECTURUS MACULATUS*.

THEODORE H. ROMEISER.

IN all classes of vertebrates variations in the morphology of the circulatory system are by no means infrequent. Indeed, one rarely, if ever, finds two individuals with precisely the same arrangement of the blood-vessels. Even in cases in which the vessels are for the most part symmetrical, the smaller vessels, particularly the veins, are found to vary more or less on opposite sides of the body, as is readily shown by a comparison of the superficial veins of one's own forearms or the backs of the hands.

The literature on abnormalities of the blood-vessels shows that they often may involve even the largest and most important veins of the body, such as the postcava and its tributaries. It has been observed that in the venous system of some vertebrates the cases of variation are more frequent than those of the "normal" condition. Thus McClure (:00a) finds variations in the opossum of such frequent occurrence and of so definite a character as to suggest probable phylogenetic relations.

The literature on abnormalities of the veins in Urodela shows records of several cases, mostly in European salamanders. Hochstetter ('88, p. 164) describes a condition in *Salamandra maculosa* in which the postcava did not pass through the liver, but was continuous with the much enlarged right posterior cardinal vein, the two forming a single vessel passing straight to the venous sinus. He also briefly mentions similar abnormalities seen in specimens of *Siredon pisciformis*.

Joseph (:01) observed in *Salamandra maculosa* a similar case,

in which, however, it was the left cardinal that was hypertrophied. In another case (also *S. maculosa*) described by Joseph, there were two abnormally large, symmetrical veins on the ventral surface of the liver, one on each side of the suspensory ligament. (Normally, according to Hochstetter, there is but one large hepatic vein, which is in the left half of the liver.) They ended separately in the venous sinus, which was, in his opinion, the enlarged end of the left vein. The right vein he found continuous with the postcava within the liver. According to his description and figures, the postcava entered the dorsal surface of the posterior end of the liver, passed forward through the liver substance, as it does normally, then became continuous with the right superficial vein ventrally, near the junction of the anterior and middle thirds of the liver.

The following anomaly was observed in the veins of a specimen of *Necturus maculatus* injected for dissection of the vascular system. The work was done in connection with the course on comparative anatomy given by Dr. H. W. Rand at Harvard University. Although annually for some years past many of these amphibians have been used for dissection and injection, no similar condition has been noted. This case is of interest, not only on account of its rarity and the profound alterations involving the chief veins of the body, but also because it is, so far as I know, the first instance of the kind observed in *Necturus*. Moreover, it differs markedly from all similar cases previously reported. Before giving an account of this abnormal condition, it may be well to describe briefly the normal arrangement of the corresponding veins.

The postcava (Fig. 1) begins as a median trunk lying between the kidneys; passes anteriad ventral to the aorta, which it leaves at a point near the posterior border of the liver; bends ventrad to enter the dorsal surface of the posterior end of the liver, through which it passes anteriad and within which it receives the hepatic veins; emerges on the ventral surface of the anterior end of the liver; bifurcates, then reunites and ends in (or rather is continuous with) the venous sinus at the point where the ducts of Cuvier enter laterally. The right and left posterior cardinals arise from the convexity of the bend in the postcava

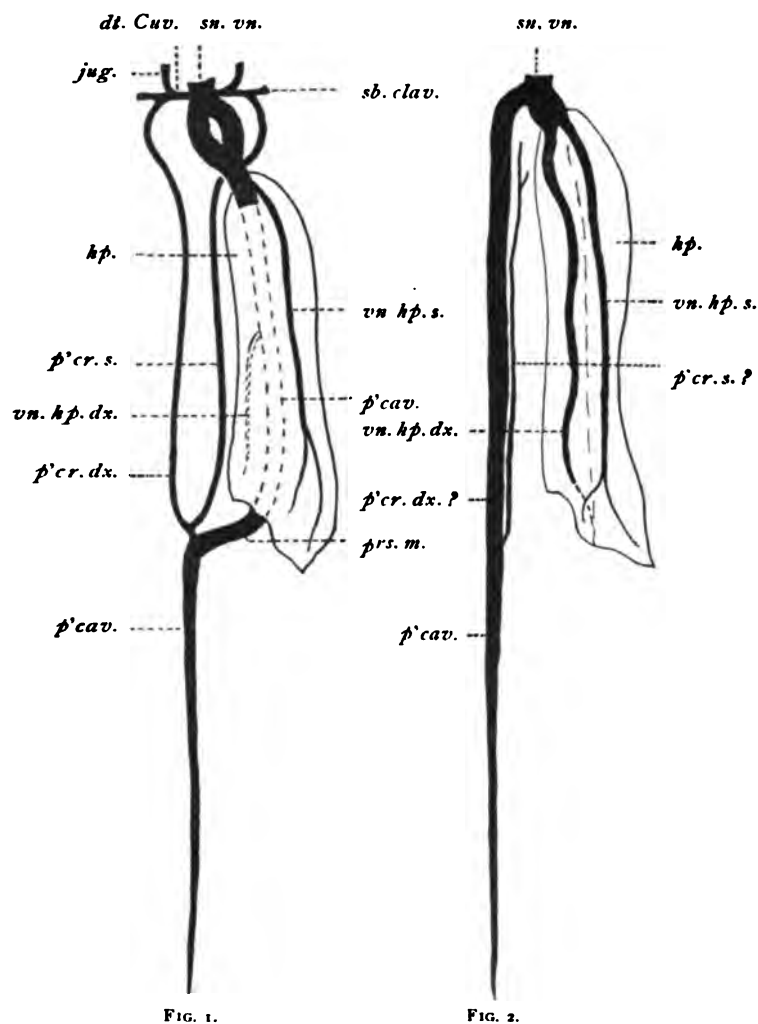


FIG. 1.

FIG. 2.

The figures represent the central portion of the venous system of *Necturus maculatus* seen from the ventral side and are about one half natural size. The liver is shown displaced slightly to the left of the median plane. Fig. 1 represents the normal condition, the veins within the liver being indicated by broken lines. In Fig. 2 the attachment of the suspensory ligament is indicated by a broken line. *dt. Cuv.*, duct of Cuvier; *hp.*, liver; *jug.*, jugular vein; *p'cav.*, postcava; *p'cr. dx.*, right posterior cardinal vein; *p'cr. s.*, left posterior cardinal vein; *prs. m.*, "Mittelstück" of postcava; *sb. clav.*, subclavian vein; *sn. vn.*, venous sinus; *vn. hp. dx.*, right hepatic vein; *vn. hp. s.*, left hepatic vein.

where it leaves the aorta, and they pass anteriad to terminate in the corresponding ducts of Cuvier, close to the venous sinus. The cardinals may arise from the postcava either separately or by a short common trunk. According to Miller (:00), the latter condition is the more usual. Posteriorly the cardinals anastomose with the renal portals, which have been omitted from the figure as not bearing upon the abnormalities here considered. The hepatic veins are variable in number, size, and termination; but Miller finds that two are larger and more constant than the others. One joins the postcava near the center, the other at the anterior end, of the liver. It is to be noted that in *Salamandra maculosa* there is normally but one large hepatic vein, which is in the left half of the liver (Hochstetter).

In the abnormal case (Fig. 2) the postcava arose normally between the kidneys, but instead of entering the liver, it became continuous anteriorly with a large and apparently median vessel which passed directly anteriad along the dorsal body wall to the heart, without receiving any hepatic veins. The end toward the heart lay somewhat to the right of the median plane and entered the venous sinus from the right side. The hepatics were two very large symmetrical veins, superficial on the ventral side of the liver for their entire length, one on each side of the suspensory ligament. They united at the anterior end of the liver to form a short, bulbous trunk, the anterior end of which was directly continuous with the venous sinus. The left hepatic vein was fairly straight and arose from the posterior end of the liver, where it received a small superficial tributary from the right side of the posterior border. The right one, of about the same size, was more irregular in its course. Its beginning was imbedded in the substance of the liver on the right side of its posterior extremity. Both received small hepatic branches within the liver, as was shown by sectioning.

About one centimeter posterior to the venous sinus and to the left of the median plane, there arose from the body wall a small vein formed by the union of two short branches. In its course posteriad it gradually approached the large median vein described above and passed along its dorsal surface, to which it was intimately attached. Its size increased slightly as it passed



posteriad. By careful dissection it was separated to a point opposite the posterior extremity of the liver. Here it was unintentionally severed from the postcava at what is believed to have been its point of entrance, as it could not be traced any farther. Its junction with the postcava could not be determined positively on account of its small size, the injury to the delicate wall of the postcava, and the exudation of the injected starch mass. The identity of this vessel is open to question, but from its relations and course, and by analogy with the somewhat similar cases mentioned above, it was most probably the atrophied left posterior cardinal corresponding to the very much hypertrophied right posterior cardinal, which was functioning as the anterior part of the postcava.

No further abnormalities were observed in either the circulatory or other systems.

Comparing this case with the normal venous system and considering the development of the postcava, it is inferred that *the right hepatic vein (or at least the anterior part of it) represents the anterior part of the normal postcava, the normal "Mittelstück" of the postcava having failed to develop.* Wiedersheim ('98, p. 371), speaking of the development of the postcava in Amphibia, says: "Der vordere (Leber) Abschnitt entstammt offenbar zum Theil der rechten V. omphalo-mesenterica, zum Theil aber entsteht er unabhängig." Hochstetter ('88) states concerning the development of the postcava in Salamandra: "Das Wesentliche an der Hohlvenenbildung ist demnach die Verbindung zwischen Lebervenen und Cardinalvenen und die Verschmelzung der Cardinalvenen in ihrem Urnierenabschnitte" (p. 167); . . . "diese Verschmelzung erfolgt übrigens erst ziemlich spät, nachdem der sich ganz selbständig entwickelnde Abschnitt der vorderen Hohlvene sich mit der rechten Cardinalvene in Verbindung gesetzt hat . . ." (p. 163). "Ausnahmsweise kommt es manchmal vor, dass die Entwicklung eines vorderen Hohlvenenabschnittes vollständig ausbleibt, dann bildet sich entweder die rechte oder linke Cardinalvene weiter aus und führt im erwachsenen Thiere das Blut der Nieren, Geschlechtsorgane und des Rumpfes dem Herzen zu" (p. 164).

In comparison with the abnormal cases previously described,

this case of *Necturus* possesses in the hypertrophied right posterior cardinal, the characteristics of one of Hochstetter's, and in the two large symmetrical hepatic veins, those of one of Joseph's, although, upon the whole, it is strikingly different from both.

## BIBLIOGRAPHY.

HOCHSTETTER, F.

- '88. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. *Morph. Jahrb.*, Bd. 13, pp. 119-172, Taf. II-IV, 7 Textfig.

JOSEPH, H.

- :01. Ueber zwei Abnormitäten im Venensystem von *Salamandra maculosa* Laur. *Anat. Anz.*, Bd. 20, pp. 283-293, 4 text figs.

MCCLURE, C. F. W.

- :00. On the Frequency of Abnormalities in Connection with the Postcaval Vein and its Tributaries in the Domestic Cat (*Felis domestica*). *Amer. Nat.*, vol. 34, pp. 185-198, 9 text figs.

MCCLURE, C. F. W.

- :00a. The Variations of the Venous System in *Didelphys virginiana*. *Anat. Anz.*, Bd. 18, pp. 441-460, 21 Text figs.

MILLER, W. S.

- :00. The Vascular System of *Necturus maculatus*. *Bull. Univ. Wisconsin (Sci. Series)*, no. 33, pp. 211-226, pls. 9-11.

SLONAKER, J. R.

- :00. A Strange Abnormality in the Circulatory System of the Common Rabbit (*Lepus sylvaticus*). *Amer. Nat.*, vol. 34, pp. 639-640, 1 fig.

WIEDERSHEIM, R.

- '98. Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 4te, Aufl., Jena, xxiii + 559 pp.





CONTRIBUTIONS FROM THE ZOÖLOGICAL LABORATORY OF  
THE MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY AT HARVARD  
COLLEGE. (*Continued.*)

E. L. MARK, *Director.*

\*.\* Abbreviations used:—

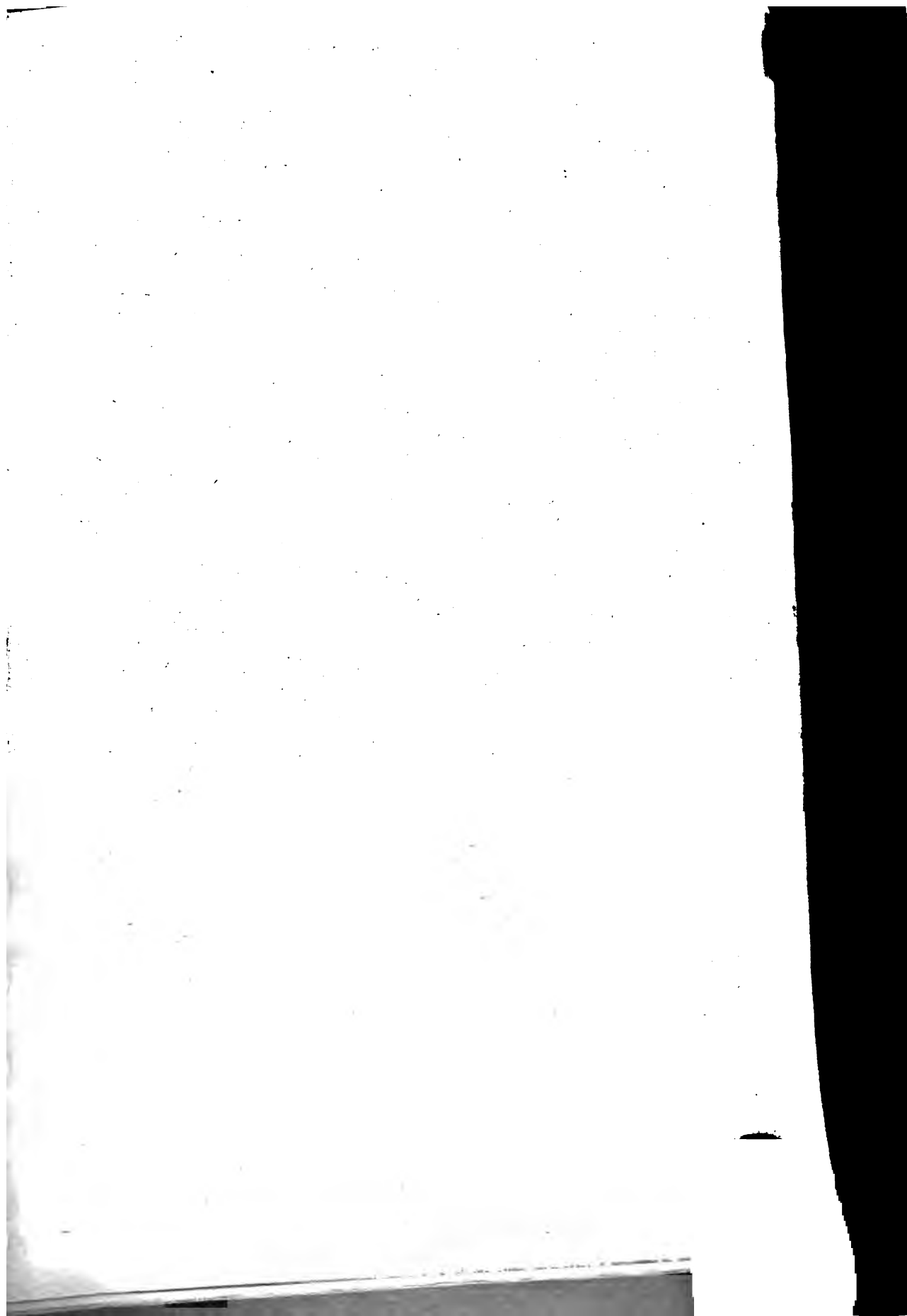
B. M. C. Z. . . . . for Bull. Mus. Comp. Zool.  
P. A. A. . . . . for Proceed. Amer. Acad. Arts and Sci.  
P. B. S. N. H. . . . . for Proceed. Bost. Soc. Nat. Hist.

NOTE.—*Copies of the List of Contributions, Numbers 1-150, will be  
sent on application.*

151. BIGELOW, H. B.—The Sense of Hearing in the Goldfish *Carassius auratus* L. Amer. Nat., **38**(448): 275-284. Apr. [June], 1904.
152. ALLEN, G. M.—The Heredity of Coat Color in Mice. P. A. A., **40**(2): 59-163. July, 1904.
153. SARGENT, P. E.—The Optic Reflex Apparatus of Vertebrates for Short-circuit Transmission of Motor Reflexes through Reissner's Fibre; its Morphology, Ontogeny, Phylogeny, and Function.—Part I. The Fish-like Vertebrates. B. M. C. Z., **45**(3): 127-259. 11 pls. July, 1904.
154. MAST, S. O.—A Simple Apparatus for aerating Liquid Solutions. Amer. Nat., **38**(453): 655-660. Sept. [Oct.], 1904.
155. PARKER, G. H., and STARRATT, S. A.—The Effect of Heat on the Color Changes in the Skin of *Anolis carolinensis* Cuv. P. A. A., **40**(10): 455-466. Nov., 1904.
156. RAND, H. W.—The Behavior of the Epidermis of the Earthworm in Regeneration. Arch. f. Entwicklungsmechanik, **19**(1): 16-57. Taf. 1-3. Feb., 1905.
157. SMALLWOOD, W. M.—The Maturation, Fertilization, and Early Cleavage of *Haminea solitaria* (Say). B. M. C. Z., **45**(4): 259-318. 13 pls. Dec., 1904.
158. CASTLE, W. E.—Heredity of Coat Characters in Guinea-Pigs and Rabbits. Publ. Carnegie Inst. Washington, No. 23. 78 pp. 6 pls. Febr., 1905.
159. PARKER, G. H.—The Reversal of Ciliary Movement in Metazoans. Amer. Jour. of Physiol., **13**(1): 1-16. Febr., 1905.
160. PETRUNKÉVITCH, A.—Natural and Artificial Parthenogenesis. Amer. Nat., **39**(458): 65-76. Febr. [Mar.], 1905.
161. SMITH, G.—The Effect of Pigment-Migration on the Phototropism of *Gammarus annulatus* S. I. Smith. Amer. Jour. of Physiol., **13**(3): 205-216. Apr., 1905.
162. CARPENTER, F. W.—The Reactions of the Pomace Fly (*Drosophila ampelophila* Loew) to Light, Gravity, and Mechanical Stimulation. Amer. Nat., **39**(459): 156-171. Apr., 1905.
163. PETERS, A. W.—Phosphorescence in Ctenophores. Jour. of Exp. Zool., **2**(1): 103-116. Apr., 1905.
164. HAHN, C. W.—Dimorphism and Regeneration in *Metridium*. Jour. of Exp. Zool., **2**(2): 225-235. May, 1905.
165. RAND, H. W., and ULRICH, J. L.—Posterior Connections of the Lateral Vein of the Skate. Amer. Nat., **39**(462): 349-364. June, 1905.
166. RAND, H. W.—The Skate as a Subject for Classes in Comparative Anatomy; Injection Methods. Amer. Nat., **39**(462): 365-379. June, 1905.
167. ROMEISER, T. H.—A Case of Abnormal Venous System in *Necturus maculatus*. Amer. Nat., **39**(462): 391-396. June, 1905.

112

113



CONTRIBUTIONS FROM THE ZOÖLOGICAL LABORATORY OF  
THE MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY AT HARVARD  
COLLEGE. (*Continued.*)

E. L. MARK, *Director.*

\*. Abbreviations used:—

B. M. C. Z. . . . . for Bull. Mus. Comp. Zoöl.  
P. A. A. . . . . for Proceed. Amer. Acad. Arts and Sci.  
P. B. S. N. H. . . . . for Proceed. Bost. Soc. Nat. Hist.

NOTE.—*Copies of the List of Contributions, Numbers 1-150, will be sent on application.*

151. BIGELOW, H. B.—The Sense of Hearing in the Goldfish *Carassius auratus* L. Amer. Nat., 38(448): 275-284. Apr. [June], 1904.
152. ALLEN, G. M.—The Heredity of Coat Color in Mice. P. A. A., 40(2): 59-163. July, 1904.
153. SARGENT, P. E.—The Optic Reflex Apparatus of Vertebrates for Short-circuit Transmission of Motor Reflexes through Reissner's Fibre; its Morphology, Ontogeny, Phylogeny, and Function.—Part I. The Fish-like Vertebrates. B. M. C. Z., 45(3): 127-259. 11 pls. July, 1904.
154. MAST, S. O.—A Simple Apparatus for aerating Liquid Solutions. Amer. Nat., 38(458): 655-660. Sept. [Oct.], 1904.
155. PARKER, G. H., and STARRATT, S. A.—The Effect of Heat on the Color Changes in the Skin of *Anolis carolinensis* Cuv. P. A. A., 40(10): 455-466. Nov., 1904.
156. RAND, H. W.—The Behavior of the Epidermis of the Earthworm in Regeneration. Arch. f. Entwicklungsmechanik, 19(1): 16-57. Taf. 1-3. Febr., 1905.
157. SMALLWOOD, W. M.—The Maturation, Fertilization, and Early Cleavage of *Haminea solitaria* (Say). B. M. C. Z., 45(4): 259-318. 18 pls. Dec., 1904.
158. CASTLE, W. E.—Heredity of Coat Characters in Guinea-Pigs and Rabbits. Publ. Carnegie Inst. Washington, No. 23. 78 pp. 6 pls. Febr., 1905.
159. PARKER, G. H.—The Reversal of Ciliary Movement in Metazoans. Amer. Jour. of Physiol., 13(1): 1-16. Febr., 1905.
160. PETRUNKÉVITCH, A.—Natural and Artificial Parthenogenesis. Amer. Nat., 39(458): 65-76. Febr. [Mar.], 1905.
161. SMITH, G.—The Effect of Pigment-Migration on the Phototropism of *Gammarus annulatus* S. I. Smith. Amer. Jour. of Physiol., 13(3): 205-216. Apr., 1905.
162. CARPENTER, F. W.—The Reactions of the Pomace Fly (*Drosophila ampelophila* Loew) to Light, Gravity, and Mechanical Stimulation. Amer. Nat., 39(459): 156-171. Apr., 1905.
163. PETERS, A. W.—Phosphorescence in Ctenophores. Jour. of Exp. Zoöl., 2(1): 103-116. Apr., 1905.
164. HAHN, C. W.—Dimorphism and Regeneration in *Metridium*. Jour. of Exp. Zoöl., 2(2): 225-235. May, 1905.
165. RAND, H. W., and ULRICH, J. L.—Posterior Connections of the Lateral Vein of the Skate. Amer. Nat., 39(462): 349-364. June, 1905.
166. RAND, H. W.—The Skate as a Subject for Classes in Comparative Anatomy; Injection Methods. Amer. Nat., 39(462): 365-379. June, 1905.
167. ROMBEISER, T. H.—A Case of Abnormal Venous System in *Necturus maculatus*. Amer. Nat., 39(462): 391-396. June, 1905.



Chas. L. Camp.

Proceedings of the Boston Society of Natural History.

VOL. 32, No. 9,  
p. 335-357, pl. 23-26.

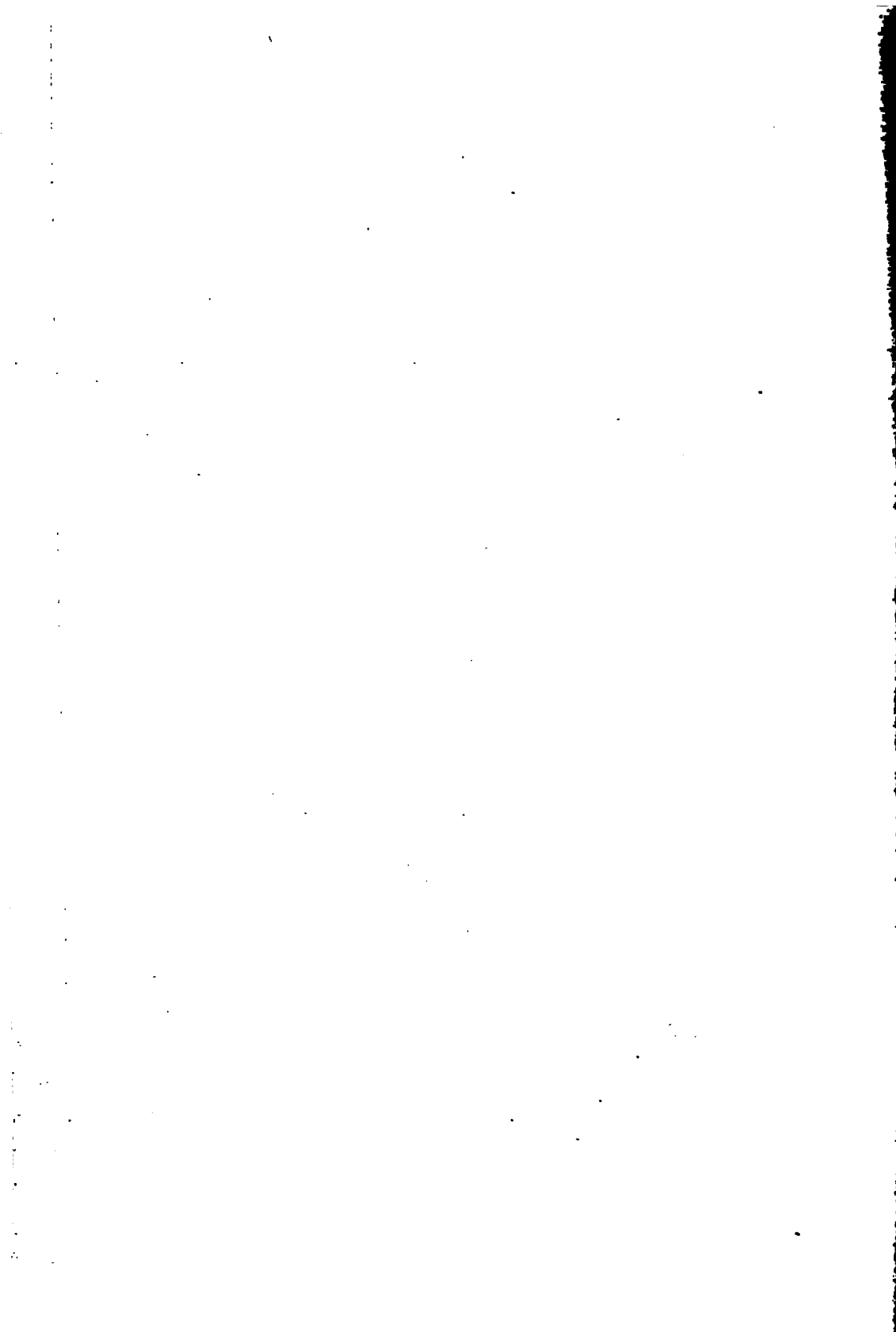
---

CIRCULATORY AND RESPIRATORY SYSTEMS OF  
*DESMOGNATHUS FUSCA*.

By ANNE BARROWS SEELYE.

---

BOSTON:  
PRINTED FOR THE SOCIETY.  
JANUARY, 1906.



No. 9.— CIRCULATORY AND RESPIRATORY SYSTEMS  
OF *DESMOGNATHUS FUSCA*.

BY ANNE BARROWS SEELYE.

INTRODUCTION.

THE discovery of lungless salamanders in 1894 by H. H. Wilder, and the physiological investigations by L. Camerano in 1894 and 1896, of two European forms without lungs, suggested an interesting field of study in the integument, considered as an organ of respiration, of one of our native salamanders, *Desmognathus fusca*. As the investigation proceeded, it became evident that the field would have to be widened to include physiological experimentation and a study of the circulatory system. My investigations have therefore been divided into three parts: first, anatomical and histological studies of the integument and its capillary supply; second, physiological experiments to determine the seat of respiration and the permeability of the skin: and third, an anatomical study of the entire circulatory system, including the distribution of capillaries in all regions where respiration seemed possible. Of these three parts the last has received most attention and been most fruitful in results.

The larger part of the work has been carried on in the Zoological laboratory of Smith college, at the suggestion of Prof. H. H. Wilder and with his helpful advice throughout. I am glad of this opportunity to express my gratitude and indebtedness to him. For a half year, in 1897, I pursued these investigations in the Anatomical laboratory of Brown university by the courtesy of Prof. H. C. Bumpus who kindly put at my disposal the abundant resources at his command. It gives me pleasure to acknowledge my gratitude to Professor Bumpus.

THE INTEGUMENT.

*Desmognathus fusca* has a smooth, slimy skin, attached closely to the muscles beneath it, except in the regions on each side of the neck posterior to the jaws, and under the lower jaw and throat. In these places it is loose and easily removed. The color is dark slate on the

flanks, brown or slate on the dorsal side, and lighter and semitransparent on the ventral side, where a scattered pigmentation gives it a mottled appearance. An examination of a living specimen with a simple hand lens shows in certain places, especially on and near the legs, a close network of integumental capillaries. These capillaries are found, by a microscopical examination of pieces of skin taken from all parts of the body to be almost evenly distributed over the entire surface of the animal. If a bit of skin be taken from any region of the body, and then dehydrated and cleared in oil of cloves or xylol, the following points are brought out. The thin cuticula is perforated thickly and irregularly with tiny openings (pl. 26, fig. 12, *ex. op.*) which are found to be the openings of flask-shaped slime glands. These openings are of two principal kinds: the commoner form is a simple circular orifice, but there occur also, much less frequently, triangular slit-like openings scattered irregularly over the body surface. Between and around all these glands are black pigment bodies of irregular dendritic shape (pl. 26, fig. 12, *pig.*), varying in their form and arrangement in different individuals, but always more numerous and closer together on the dorsal side of the animal. A curious form of white pigment body, already noted by other investigators in the skin of various other salamanders, is found commonly on the flanks of *Desmognathus*, among the black bodies.

Partly hidden externally by the pigment, which bears a close relation everywhere to it, is the network of capillaries already mentioned. This can be seen in almost any fresh bit of integument mounted in water and examined under the microscope, but shows much more plainly in the integument of a specimen the circulatory system of which has been well injected with some colored solution (pl. 26, fig. 12, *cap.*). In an injected specimen the largest integumental capillaries measured 28 micra in diameter, the smallest 16 micra.

For the study of the deeper layers of the skin and for its histology, sections of the integument and underlying connective tissue were made at a plane vertical to the surface. Two such sections are shown in plate 26 (figs. 7 and 8). A thin cuticula forms the outermost layer (*cutic.*). This possesses a single layer of flattened nuclei but no cell boundaries. The epidermis (*ep.*), directly beneath this, is formed of three or four irregular cell layers, the nuclei of which are slightly pigmented on their outer sides, the "diffuse pigment" of Gadow. A cutis (*cut.*) about twice as thick as the epidermis underlies it. At the

inner surface of this cutis is found a firm layer, with the appearance in the sections of many fine undulating lines parallel to the surface (*cut. bas.*), which I have called the basement layer of the cutis. Between this and the epidermis, among loose connective tissue and lymph spaces, lie the slime glands (*sl. gl.*), flask-shaped, with long delicate necks or ducts, passing out through the epidermis and cuticula to external openings (*ex. op.*) on the surface. The cuticula lines the outer ends of the ducts. These slime glands are made up of a single layer of cells arranged around a hollow center. Also in the cutis and around and between the glands are found the capillaries (*cap.*) previously observed in a surface view of the skin, and the pigment bodies (*pig.*) already mentioned, lying between and beneath the capillaries. The capillaries are now seen to lie directly underneath the epidermis, sometimes pushing up against its inner boundary so as to make the epidermis slightly thinner in those regions.

A comparative examination was made of the skins of other salamanders: one with rudimentary lungs, *Amblystoma opacum*, and several lunged forms, *Salamandra maculosa*, *Triton alpestris*, *Diemyctylus viridescens*, and *Amblystoma punctatum*. The only point that seemed to hold constant as a difference between the integument of lunged and lungless forms was that the thick layer of wavy-lined appearance on the inner surface of the cutis, basement layer of the cutis (pl. 26, figs. 7 and 8, *cut. bas.*), was much thicker in lungless forms. In some curious way this seems to be correlated with the lungless condition. Beneath the basement layer of the cutis, blood vessels are found in the connective tissue and between the muscles (pl. 26, fig. 7, *cap. sub. cut.*), but these are not nearly as numerous as the subepidermal capillaries.

#### PHYSIOLOGICAL EXPERIMENTS.

An excellent summary of what has been done by previous investigators along the lines of experimentation for determining the respiratory functions of different areas of the amphibian body, is given in the article by Emil Bethge ('98).

The problem which I sought to solve by a series of experiments was as follows. Does *Desmognathus fusca*, or in general do lungless salamanders obtain oxygen and give off carbonic acid gas, first, chiefly by

means of the skin, as was thought to be true in the case of the frog and axolotl by W. F. Edwards and Paul Bert; or, second, almost entirely by means of the anterior portion of the alimentary canal, mouth and pharynx, as Camerano maintained in the case of *Spelerpes fuscus* and *Salamandrina perspicillata*; or, third, by a combination in equal measure of these two methods; or, fourth, by means of the added help of some other part of the body?

I shall describe the experiments which I devised, dividing them into two groups: first, those made with freshly removed pieces of integument, experiments on the osmotic power of the skin; and second, experiments on the living animal.

In order to test the permeability of the skin of lungless salamanders as compared with the skin of lunged forms, a series of four osmometers was set up as follows. The apparatus is shown in fig. A; to a simple iron chemical stand (*st.*) was attached an upright millimeter scale (*mm.*), with a glass tube (*t.*) firmly wired to it. A shorter glass tube of slightly larger diameter (*t'*.) was then covered at one end by a sufficiently large piece of amphibian integument (*i.*), removed from the underlying connective tissue and muscles of a freshly killed animal. This bit of integument was tied firmly in place by means of a thread. The small tube was then filled with a solution of sugar (*sol.*), water three parts, sugar one part, and jointed firmly to the longer glass tube above by means of rubber tubing and wire (*j.*). The smaller tube was then

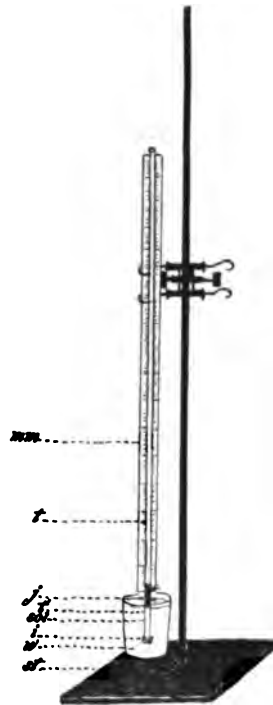


FIG. A.—*mm.*, millimeter scale; *i.*, piece of integument; *j.*, joint made with rubber tubing and wire; *sol.*, sugar solution; *st.*, stand; *t.*, glass tube; *t'*, shorter glass tube; *w.*, glass tumbler filled with distilled water.

immersed in a tumbler of distilled water so that the fluids, inside and out, stood at the same level. A bit of thymol, dropped into the water in the tumbler, prevented maceration of the skin during the time that the experiments were set up. The four skins used for these experiments were those of *Desmognathus fusca*, a lungless form;

*Amblystoma opacum*, a form with rudimentary lungs; *Amblystoma punctatum*, and one of our common frogs, for lunged forms. The results are shown as tabulated records below (p. 340). The apparatus was allowed to remain in each case until the experiment came to a standstill, the liquid in the tube rising at first and then falling as the fluids inside and out became mixed through the integument, or until the experiment was interrupted for other reasons.

The conclusion to be drawn from these experiments seems to be that the skins of the lunged forms are more easily and quickly permeated by the liquid than those of the lungless forms. However, it is immediately seen that a larger number of such experiments is needed upon which to base any very sound conclusions.

The problem in hand, moreover, was not how liquids could permeate the skin, but whether an exchange of gases could take place there. A more pertinent experiment was made by means of an apparatus shown in fig. B. Carbonic acid gas was used, with lime-water to test its presence. Four small vials (v.) were filled with lime-water, and over the tops were firmly tied pieces of integument (i., 1, 2, 3, and 4), removed from four different amphibians, two lungless and two lunged forms. The animals used were *Desmognathus fusca*, lungless; *Spelerpes bilineatus*, lungless; *Amblystoma opacum*, lungs rudimentary; and *Diemyctylus viridescens*, lungs fully developed. These four vials were then inserted in a cork disk (c.) to hold them upright, and this carefully placed in a large-mouthed glass bottle. The large bottle was then filled with carbonic acid gas and tightly closed with a rubber stopper. The apparatus thus set up was allowed to stand while the lime-water was carefully watched to see when it first became milky, a sign of the presence of  $\text{CO}_2$ , and when it again became clear, a sign of excess of  $\text{CO}_2$ . The results are tabulated below (p. 341):—

From this experiment we may conclude that gases can permeate

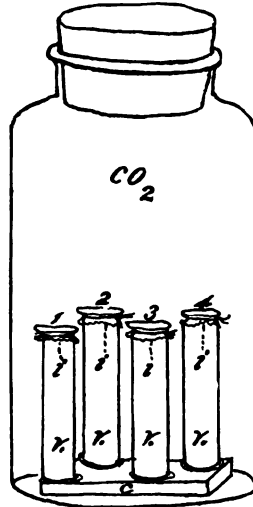


FIG. B.—c., cork disk; i., integument: (1) of *Amblystoma opacum*, (2) *Desmognathus fusca*, (3) *Spelerpes bilineatus*, (4) *Diemyctylus viridescens*; v., small vial filled with lime water.

[illegible]



urodele integuments. It also seems to show that the skins of lunged forms, *e. g.*, *Diemyctylus*, are more quickly and easily permeated by a gas than are those of the lungless animals. The skin of *Amblystoma opacum*, the intermediate form with rudimentary lungs, was slowest in first allowing the gas to pass through, but the excess of  $\text{CO}_2$  showed more quickly here than in the case of the lungless forms. Of course it must be remembered that, as we saw in our anatomical study of the integument, the majority of the blood vessels are intra- and not sub-integumental, so that normally a gas would not have to pass through the basement layer of the cutis as it did in the experiment.

Time	<i>D. fusca</i>	<i>S. bilineatus</i>	<i>A. opacum</i>	<i>D. viridescens</i>
2 P. M.	clear	clear	clear	clear
2.40 P. M.		milky streaks		milky streaks
2.55 P. M.	milky streaks			
3.45 P. M.		more milky	milky streaks	more milky
5 P. M.	evenly milky	evenly milky	evenly milky	evenly milky
10 P. M.	very milky	very milky	clear	clear
6 A. M.	clear	clear	clear	clear

The second group of experiments dealt with the living animals, and included a series of tests of the effect of chloroform taken into the mouth, pharynx, and esophagus, as compared with its effect on the skin. Here again lungless and lunged forms were used. *Desmognathus fusca* was the animal experimented upon, and *Diemyctylus viridescens* the control animal.

The first of these tests, for the effect of chloroform taken in at the mouth, was set up as shown in fig. C.

A glass tube (*g. t.*), open at both ends and large enough to receive the head of a salamander, was employed as a chloroform chamber. Strong pieces of thread were tied around the fore legs of the animal, and these were fastened to the end of the glass tube through small holes (*h.*), previously burned in the glass, so that the animal's head was firmly held inside the tube. A strip of absorbent cotton soaked in water (*c'*) was then placed at the joint to make it as nearly tight as possible. Chloroform on an absorbent cotton wad (*c.*) was then introduced into the tube and the end opposite the animal's head closed with a rubber stopper (*s.*). In order to maintain as normal a condition as possible for the parts exposed to the air, a damp towel was placed under the animal's body, and the skin kept moist and cool during the

experiment by means of water from a pipette and by fanning. Both *Desmognathus* and *Diemyctylus*, under conditions as nearly as possible alike, were left for a half hour in this position.

When first removed from the tube, the lungless form, *Desmognathus*, was much more lively than *Diemyctylus*. It moved around in an active manner on the table, and swam when put into water, turning over with quick motions. The lunged form, *Diemyctylus*, made no voluntary movements on the table nor in water. Both forms responded to mechanical stimuli and to the stimulus of drops of acetic acid applied to various parts of the body. They were placed in the terrarium, from which they had been taken, in order to secure a return to conditions as normal as possible. *Desmognathus* did not cease to

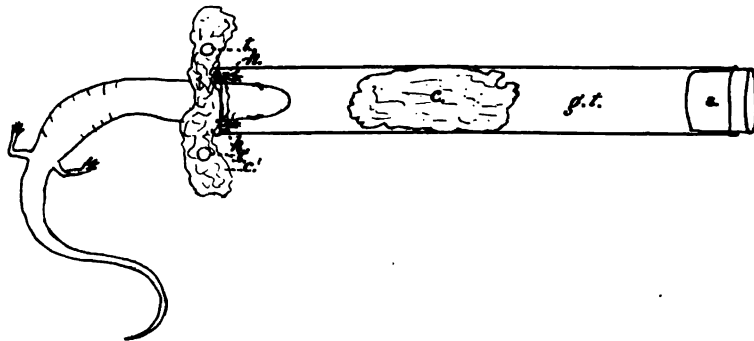


FIG. C.—c., wad of absorbent cotton soaked in chloroform; c', strip of absorbent cotton soaked in water; g.t., glass tube; h., hole in glass tube for thread; r.s., rubber stopper; t., tack.

respond to stimuli for almost forty-three hours, after which it died. *Diemyctylus* responded to stimuli for a much shorter time, about twenty-six hours, before all signs of life failed.

The second set of tests on the living animal was made to bring about conditions opposite to those just described. The supply of air to the mouth was free and the influence of chloroform was brought to bear on as much of the surface of the skin as possible. Here again *Desmognathus fusca* and *Diemyctylus viridescens* were used for experimentation. The apparatus is shown in fig. D. A rubber stopper (p. s.) was perforated with a hole large enough to receive the salamander's head and fore limbs. The head protruded from the outer end of the stopper, and the fore limbs were fastened there by means of thread

(*th.*) tied through small holes in the rubber stopper. Another smaller perforation through the stopper received the end of a thistle tube (*tt.*). The stopper, with the animal thus attached, was then placed in the mouth of a glass bottle (*b.*) so that the head was outside and the body within the bottle. To make the joint tight around the animal's neck, and yet not constrict the neck, a piece of thin rubber tissue (*r.*) with two small perforations in it was stretched over the animal's head and over the thistle tube, and tied tightly around the neck of the bottle, leaving the head and thistle tube outside as shown in fig. D. The bottle was then placed on its side with the animal's dorsal side uppermost, and chloroform was introduced through the thistle tube which was afterwards closed by a stopper (*s.*). A piece

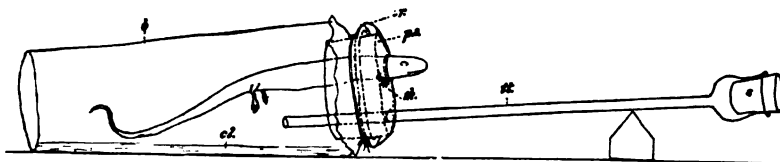


FIG. D.—*b.*, bottle; *cl.*, chloroform; *ps.*, perforated rubber stopper; *r.*, rubber tissue; *s.*, stopper; *th.*, thread tying in leg; *tt.*, thistle tube.

of absorbent cotton soaked in water was placed around the animal's neck to prevent the escape of any fumes of chloroform at that place. Each animal was left for half an hour subject to this experiment. The head was constantly moistened and air fanned to it. The results were as follows. In the case of *Desmognathus fusca* the body moved in a lively manner at first, then became stiff and rigid and white with exuded slime. The head, however, responded to mechanical stimulation, and when the animal was released at the end of the half hour, although the body was rigid, the mouth was voluntarily opened wide repeatedly. The animal was put into the terrarium but died in two and a half hours. In the case of *Diemyctylus viridescens*, the lunged form, there were active breathing movements all the time that the experiment was going on. The mouth opened and shut with a snapping noise, and when the animal was released it moved its head voluntarily. It was put back in the terrarium and died in five and a half hours.

These results seem to show that the skin plays an important part in the respiration of both lunged and lungless forms, but that it is a rela-

tively smaller part in the case of the animals with lungs. In other words the lungs perform more of the respiratory function in the lunged forms than do the bucco-pharyngo-esophageal parts in the lungless forms, although the function of the latter parts is shown to be an important one.

In general the few conclusions that can be drawn from these interesting but necessarily imperfect and limited experiments on the osmotic function of the skin and on the respiratory activities of the animals themselves, are that contrary to Camerano and in accordance with Bethge's view, cutaneous respiration plays an important part in the life of lungless salamanders, and that the respiration carried on in mouth, pharynx, and esophagus must also be of high importance.

#### THE CIRCULATORY SYSTEM.

When my dissections and drawings of the circulatory system of *Desmognathus* were nearly completed, Emil Bethge published, in 1898, an article entitled "Das blutgefäßssystem von *Salamandra maculata*, *Triton taeniatus*, und *Spelerpes fuscus*; mit betrachtungen über den ort der athmung beim lungenlosen *Spelerpes fuscus*." This work included, besides a study of the anatomy of the main blood vessels of these animals, an account of the distribution of the capillaries in the skin, pharynx, and esophagus. It therefore covered some of the ground that I had been investigating, but the lungless form which Bethge studied for the purpose was a different one. *Spelerpes fuscus* is a much larger salamander than *Desmognathus*, but Bethge did not try to work out in detail the course of as many veins and arteries as I have done in the case of *Desmognathus*. The comparison with his work thus afforded was, however, extremely interesting and of great service to me.

The following is a recapitulation of the important peculiar points in the circulatory system of *Spelerpes fuscus* as worked out by Bethge:—

1. The total absence of a vena pulmonalis.
2. An arteria maxillaris externa arising from the second arterial arch on each side and branching to upper and lower jaw.
3. An arteria occipitalis branching into the tissue of the roof of the mouth and sending one branch to the eye.
4. Two arteriae vertebrales collaterales, communicating with the

aorta and giving off at each vertebra a ramus dorsalis and a ramus costalis with extremities terminating in the skin.

5. A small arteria cutanea magna branching from a. subclavia.

6. An arteria pulmonalis, really the fourth arterial arch, sending one branch to the skin and passing along the lateral surface of the stomach to anastomose with the a. gastrica.

7. A large vena cutanea magna, with a branch, vena cutanea parva, opening into the ductus Cuvieri.

8. A vena subclavia opening separately into the ductus Cuvieri.

9. A vena oesophagea.

10. Two venae caudales instead of one.

11. An arteria pharyngea.

The capillary distribution in *Spelerpes*, as worked out by Bethge, may be summed up as follows: in the skin the capillaries are directly beneath the epidermis, they surround the glands all over the body, and are accompanied by pigment. The width of these cutaneous capillaries was from 24 to 30 micra in *Spelerpes*, while in *Triton* they measured from 12 to 16 micra, and in *Salamandra* only from 7 to 12 micra. In the esophagus Bethge speaks of a rich network of blood vessels, and shows drawings of sections through the esophageal wall in which the capillaries lie among the epithelial cells, while in stomach and intestine they reach only to the epithelium. In *Salamandra* the network is especially rich in the region of the glottis; and in *Spelerpes* there is an area rich in capillaries where a glottis may once have been. The capillaries of the pharynx and mouth of *Spelerpes* are described by Bethge as bearing little swellings or diverticula so that they look almost like stems with berries on them. He refers to a similar appearance noted by Langer in 1867 in the frog.

Bethge makes these general conclusions from his studies of the distribution of blood vessels in *Spelerpes*: that cutaneous respiration must be very important in lungless salamanders; that although the capillaries are nearer the surface in mouth, pharynx, and esophagus and are diverticulated, still the much greater extent of the skin capillaries equalizes this, if it does not overbalance it; that the fact that some tissues take a large amount of their oxygen directly and solely from blood coming from the skin speaks for the importance of cutaneous respiration; and that Camerano's statement that cutaneous respiration is unimportant in the case of *Spelerpes fuscus* must be contradicted; both kinds of respiration are necessary to the life of this animal.

I shall describe briefly the principal blood vessels that I have found in *Desmognathus fusca*, and their distribution, as well as the capillary conditions in this lungless form. Both the larger and smaller vessels differ in certain points from those of *Spelerpes*. The operation of injecting so small an animal was exceedingly difficult and only after repeated failures was success attained. A warm carmine-gelatin mass was used, with a freshly killed specimen, the body of which was constantly bathed in warm water. For forcing the fluid into the heart, a small hypodermic syringe was employed, with the point of the needle filed down blunt, and a groove filed near the end to keep the ligature from slipping. This blunt end of the needle was introduced through the snipped-off tip of the ventricle and tied in place. The accompanying figures (pls. 23-25, figs. 1-6) show the parts enlarged to five times their natural size, except fig. 4 (pl. 24) which is about ten times natural size. It was impossible to include all the blood vessels in one drawing with any clearness, and therefore the six drawings are intended to supplement one another. The colors are to indicate anatomical distinctions, blue for veins and capillaries, red for arteries.

Beginning with the venous system, which is the one most superficial on opening the animal from the ventral side (pl. 23, figs. 1, 2), we find the blood from the anterior region of the body brought to the sinus venosus through the ductus Cuvieri by a large vein, the vena jugularis interna. In pl. 25 (fig. 5) is shown the origin of this vein, formed by the union of the venae maxillares, superioris and inferioris. The vena maxillaris inferioris is shown in pl. 23 (fig. 1). It starts at the tip of the jaw from an anastomosis with the vein of the opposite side, and follows the course of the lower jaw. The vein of the left side in many specimens studied, but not in all, received a large branch near the anterior end of the jaw, that arose in a peculiar bunch of little white tubules near the base of the tongue. The vena maxillaris superioris is made up of branches from each side of the eyeball (pl. 25, fig. 5).

Opening into the ductus Cuvieri at the same point as the vena jugularis interna is the large vena cutanea magna (pl. 23, fig. 1). This receives on its course branches from the sides of the animal (pl. 25, fig. 5), and one relatively large branch from the skin of the dorso-lateral part of the head, that seems to correspond to Bethge's vena cutanea parva (pl. 25, fig. 6).

The vena jugularis externa is a small branch made up of the vena

lingualis and a side branch, and passes through the "rete mirabile" of Bethge, to open into the vena cutanea magna (pl. 23, fig. 1). Near this opening and toward the median line another small vein, the vena pharyngea (pl. 23, fig. 1), opens into the vena cutanea magna.

The remainder of the blood from the posterior regions of the body is brought to the sinus venosus by means of the vena abdominalis, vena porta hepatis, vena cava posterioris, and vena hepatica revehens. We shall trace the course of each of these veins separately.

The vena abdominalis differs from any described by other investigators in being formed not by branches from the venae iliacae on each side, but by two branches, rami abdominales (pl. 23, fig. 1), from the venae iliacae communes as they pass along the latero-dorsal sides of the kidneys, and by branches from the bladder (vena vesicularis), the rectum (vena haemorrhoidalis), and the ventral body wall (venae musculares) (pl. 23, fig. 1).

The vena abdominalis empties into the vena porta hepatis, which also receives branches from the intestine (vena intestinalis), the mesentery (vena mesenterica), the spleen (vena lienalis), the stomach (venae gastricae), the stomach and duodenum (vena gastrico-duodenalis), and the esophagus (venae oesophageae) (pl. 23, figs. 1, 2; pl. 24, figs. 3, 4). These esophageal veins seem to correspond to those found by Bethge in Spelerpes.

The venae iliacae communes, receiving blood from the tail, venae caudales, and from the hind limbs, venae iliacae, send part of their blood through the rami abdominales, and part through the venae renales advehentes to the kidneys (pl. 23, fig. 1).

The vena cava posterioris arises by branches, venae renales revehentes, from between the kidneys (pl. 24, fig. 3), passes anteriorly, receiving a few branches from the genital organs and from the rectum, traverses the right dorsal portion of the liver (pl. 23, fig. 2), receiving a few branches from the liver, and opens with the vena hepatica revehens, from the ventral side of the liver, into the sinus venosus (pl. 23, fig. 1).

The venae caudales, two in number as in Spelerpes, with a cross connection posterior to the kidneys, the venae iliacae from the posterior limbs, and the venae subclaviae remain to be mentioned. These are all shown in plate 23 (fig. 1). A curious instance of the one-sidedness of this circulatory system is seen in the case of the venae subclaviae, which instead of opening at opposite sides into the sinus

arteria pharyngea (pl. 24, figs. 3, 4) to the ventral wall of pharynx and esophagus, and also sends out a small branch laterally, which seems to me from its origin and distribution to be a small arteria cutanea (pl. 24, fig. 3). The pulmonary artery then passes posteriorly along the esophagus and stomach, and anastomoses with a branch of one of the gastric arteries, as previously stated.

The foregoing description covers the anatomy of the main blood vessels in *Desmognathus*. A curious condition in this animal, which seems to call for more particular discussion, is the nomenclature and relation of the two arteries which I have called arteria sternalis and arteria epigastrica. The former is the same vessel which Bethge calls arteria cutanea magna. As this name is given in most other *Amphibia* to the artery which branches from the pulmonary arch and supplies a portion of the skin, it has seemed to me more fitting to keep the name arteria cutanea for the small branch already mentioned, which in *Desmognathus* arises from the pulmonary arch and supplies the skin of the side of the neck (pl. 24, fig. 3). The branch from the subclavian artery (pl. 23, fig. 1, *a. ster.*), Bethge's arteria cutanea magna, moreover, bears a close resemblance to what is named arteria sternalis in mammals, arteria thoracico-abdominalis in the frog (Gaupp). A similar branch of the subclavian in *Triton* and *Salamandra* was shown by Bethge to course over the ventral wall of the trunk and anastomose with the superficial epigastric artery. I have called the branch of the aorta anterior to the iliac artery, arteria epigastrica (pl. 23, fig. 1; pl. 24, fig. 3), although it has here an independent origin from the aorta. It is possible that we have in *Desmognathus* an indication of a condition more primitive than that in mammals,—a series of segmentally arranged vertebral arteries, which were once all connected by anastomoses, and that later in vertebrate development the connections with the aorta of the middle part of the series were lost, and the anastomoses made one continuous artery along the ventral wall of the trunk, the arteria sternalis of mammals.

In summary, I have noted the following differences between the disposition of blood vessels in *Desmognathus* and that in *Spelerpes* as shown by Bethge:—

1. The vena subclavia entering the sinus venosus directly, instead of first opening into the ductus Cuvieri; and the right and left venae subclaviae opening together into the sinus on its left side.
2. The vena abdominalis arising, not from the venae iliacae, but from the venae iliacae communes.



3. A side tributary of the vena lingualis, observed, however, only on the left side.
4. The arteria cutanea, a branch of the arteria pulmonalis, instead of a branch of the arteria subclavia.
5. Four arteriae gastricae at anterior end of stomach, instead of two; three of these go to one side (the left).
6. The presence of the arteria epigastrica, an important branch from the aorta just anterior to the arteria iliaca.

We have next to consider the capillary distribution in mouth, pharynx, and esophagus. The integumental capillaries have already been described in the section on the skin. While my investigations were in progress an article appeared, by F. Maurer ('97), entitled "Blutgefäße im epithel." Maurer showed the presence of capillaries in the epithelium itself of the mouth cavity of a frog. Following the technique which he outlined, I made sections through the buccal epithelium of *Desmognathus*, and succeeded in showing capillaries even nearer to the surface than Maurer had done. These sections are shown in plate 26 (figs. 9, 10); *sup.* indicates the superficial surface, and the nearness of the capillaries (*cap.*) to it is remarkable. The pharyngeal capillaries measured from 4 to 28 micra in diameter, but the results of these capillary measurements and those of Bethge seem to me untrustworthy because they were taken on injected blood vessels, and the diameter of a capillary might vary with the amount of injecting fluid forced into it. A study of a bit of injected pharyngeal epithelium, dehydrated and cleared, revealed curling and twisting capillaries in a close network, as shown in plate 26 (fig. 13), but no diverticula nor marked swellings such as Bethge described and pictured for *Spelerpes*. An appearance of a diverticulum or swelling, shown in the drawing of the outline of the capillaries, always proved, by focusing up and down on the object, to be a bend in the capillary as it passed in a plane at right angles to the slide (pl. 26, fig. 13, places marked *b*).

A careful study of the esophageal region in a well injected specimen brought to light a marvelously fine and extensive network of capillaries on the esophagus. Branches of the arteria maxillaris externa on the dorsal side, and of the arteria pharyngea on the ventral wall, become finely subdivided as shown in plate 24 (fig. 4). From these capillaries the blood is taken up by the veins, especially the esophageal vein with its tributaries. Further details of these esophageal capillaries are

given in my preliminary paper, "The respiration of *Desmognathus*," (Barrows, :00).

The question as to whether these capillaries extend into the epithelium of the wall was answered by sectioning a portion of the esophagus in this region. Examination of these sections showed the capillaries well within the epithelium (pl. 26, fig. 11) just as Bethge showed them in *Spelerpes* and *Salamandra*.

#### GENERAL CONCLUSIONS.

From these studies of the integument, from the physiological experiments, and from the investigations on the anatomy of the circulatory system, macroscopic and microscopic, we may then draw certain general conclusions:—

*Desmognathus* is furnished with an important breathing organ in the anterior portion of the alimentary canal, mouth, pharynx, and esophagus. An article by H. H. Wilder (:01) entitled "The pharyngo-esophageal lung of *Desmognathus*," appeared while I was completing my studies of the circulatory system. From the results of some of my work and from his own study of the respiratory muscles Dr. Wilder has maintained that functionally this pharyngo-esophageal region takes the place of a lung.

It seems to me, however, that the skin also plays an important part in the respiration of this animal, as was indicated by my experimental tests, as well as by the extensive distribution of cutaneous blood vessels, and the subepidermal network of capillaries very evenly distributed over the entire body. The integumental region around the sides of the neck, where the skin is free from the underlying muscles, seemed to be especially richly supplied with subcutaneous blood vessels. Here the *arteria cutanea* from the pulmonary arch, and a branch of the *arteria vertebralis collateralis*, on each side, bring blood to the skin; while the *vena cutanea parva* carries the blood purified in this portion of the skin back to the sinus venosus, through the *vena cutanea magna* and *ductus Cuvieri*.

While emphasizing, in the case of *Desmognathus* at least, the value of the function of the pharyngo-esophageal apparatus, regulated by breathing movements of nose and throat, I agree with Bethge in the importance of both anterior region of alimentary canal and skin in the respiration of lungless salamanders.

LITERATURE.

Ancel, P.

:00. Recherches sur le développement des glandes cutanées de la salamandre terrestre. (Note préliminaire.) Compt. rend. soc. biol. Paris, vol. 52, p. 959-961.

:00a. A propos de l'origine des glandes cutanées de la salamandre. Compt. rend. soc. biol. Paris, vol. 52, p. 1059-1060.

:03. Note sur l'origine des glandes cutanées des batraciens. Compt. rend. soc. biol. Paris, vol. 55, p. 1399-1401.

Ascherson, F. M.

'40. Ueber die hautdrüsen der frösche. Müller's Arch. f. anat., p. 15-23.

Barrows, A. I.

:00. Respiration of Desmognathus. Anat. anz., vol. 18, p. 461-464, 2 figs.

Bert, P.

'68. Ablation chez un axolotl des branchies et des poumons. Compt. rend. soc. biol. Paris, ser. 4, vol. 5, p. 20-21.

Bethge, E.

'96. Das blutgefässsystem von *Salamandra maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*; mit betrachtungen über den ort der athmung beim lungenlosen *Spelerpes fuscus*. Zeitschr. f. wiss. zool., vol. 63, p. 680-707, pl. 42-43.

Boas, J. E. V.

'81. Bidrag til kundskaben om conus arteriosus og arteriebuerne hos amphibieme. Kjobenhavn: 94 pp., 4 pls.  
Translated into German in Morph. jahrb., vol. 7 (1881), p. 488-572, pl. 24-26, 5 text figs.

Bolau.

'66. Beitrag zur kenntniss der amphibienhaut. Göttingen.

Brachet, A.

:03. Recherches sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les amphibiens. Arch. de biol., vol. 19, p. 653-698, pl. 19-20.

Brücke, E.

'52. Beiträge zur vergleichenden anatomie und physiologie des gefässsystems. Denkschr. kaiserl. akad. wiss. Wien, vol. 3, p. 335-367, pl. 18-23.

Bruner, H. L.

'96. Ein neuer muskelapparat zum schliessen und öffnen der nasenlöcher bei den salamandriden. Arch. f. anat. u. physiol., anat. abth., p. 395-412, pl. 17.

- :00. On the heart of lungless salamanders. Journ. morph., vol. 16, p. 323-336, pl. 15.
- Camerano, L.
- '94. Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai salamandridi normalmente apneumoni. Atti accad. sci. di Torino, vol. 29, p. 705-724, 7 text figs.
- '96. Nuove ricerche intorno ai salamandridi normalmente apneumoni e intorno alla respirazione negli anfibii urodeli. Atti accad. sci. di Torino, vol. 31, p. 512-526.
- Carrière, J.
- '84. Die postembryonale entwicklung der epidermis des *Siredon pisciformis* [Axolotl]. Arch. f. mikr. anat., vol. 24, p. 19-49, pl. 2-3.
- Cope, E. D.
- '89. The Batrachia of North America. Bull. U. S. nat. mus., no. 34, p. 1-525, pl. 1-86, text fig. 1-115.
- Dissard, A.
- '93. Influence du milieu sur la respiration chez la grenouille. Compt. rend. acad. sci. Paris, vol. 116, p. 1153-1154.
- Drasch.
- '92. Ueber die giftdrüsen des salamanders. Verh. anat. ges. 6 vers. Wien, p. 244-253.
- Edwards, W. F.
- '24. De l'influence des agens physiques sur la vie. 4. Influence de la respiration cutanée. Paris.
- Fano, L.
- :03. Sull' origine, lo sviluppo e la funzione delle ghiandole cutanee degli anfibii. Arch. ital. di anat. e di embriol., vol. 2, p. 404-425, pl. 35.
- Ficalbi, E.
- '99. Su alcuni vasi sanguiferi tegumentali di un anfibio (*Hyla viridis*) e sui loro rapporti con derma ed epidermide. Lo sperimentale, Firenze, vol. 53, 18 pp., 6 figs.
- Gadow, H.
- :01. Amphibia and reptiles. Cambridge nat. hist., vol. 8, New York.
- Gage, E. H. and S. P.
- '86. Combined aerial and aquatic respiration. Science, vol. 7, p. 394-395.
- '86a. Pharyngeal respiratory movements of adult Amphibia under water. Science, vol. 7, p. 395.
- '91. Changes in the ciliated areas of the alimentary canal of the Amphibia during development and the relation to the mode of respiration. (Abstract.) Proc. Amer. assoc. adv. sci., vol. 39, p. 337.
- Gaupp, E., Ecker, A., and Wiedersheim, R.
- '99. Anatomie des frosches [etc.] 2 abth., 2 hálfte. Lehre vom gefässsystem. Braunschweig: p. 235-548, 84 text figs.
- Greil, A.
- :03. Ueber die entwicklung des truncus arteriosus der anamnier. Verh. anat. ges. 17 vers., p. 91-105, 11 text figs.
- :03a. Beiträge zur vergleichenden anatomie und entwicklungsgeschichte des truncus arteriosus.

schichte des herzens und des truncus arteriosus der wirbelthiere. Morph. jahrb., vol. 31, p. 123-310, pl. 6-11, text fig. 1-35.

Harless, E.

'54. Ueber die chromatophoren des frosches. Zeitschr. f. wiss. zool., vol. 5, p. 372-379.

Hatschek, B., and Cori, C. J.

'96. Elementar curs der zootomie. Jena: 104 pp., 18 pls., 4 text figs.

Hensche, A.

'55. Ueber die drüsen und glatten muskeln in der äusseren haut von *Rana temporaria*. Zeitschr. f. wiss. zool., vol. 7, p. 273-282.

Hochstetter, F.

'46. Beiträge zur vergleichenden anatomie der wirbelthiere. Berlin.

Hoffmann, C. K.

'73-'78. Amphibien. Bronn's Klassen und ordnungen des thier-reichs. Leipzig and Heidelberg: vol. 6, pt. 2, 726 pp., 52 pls.

Hopkins, G. S.

'96. The heart of some lungless salamanders. Amer. nat., vol. 30, p. 829-833, pl. 16-17.

Hyrtl, J.

'65. *Cryptobranchus japonicus*. Wien: 4to, 132 pp., 14 pls.

Klug, F.

'84. Ueber die hautathmung des frosches. Arch. f. anat. u. physiol., physiol. abth., p. 183-190, 1 text fig.

Langer, C.

'67. Ueber das lymphgefässsystem des frosches. Sitzungsab. kaiserl. akad. wiss. Wien, vol. 55, pt. 1, p. 593-636, 3 pls.

Langerhans, P.

'73. Ueber die haut der larve von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. anat., vol. 9, p. 745-752, pl. 31.

Leydig, F.

'73. Ueber die äusseren bedeckungen der reptilien und amphibien. Arch. f. mikr. anat., vol. 9, p. 753-794, pl. 32.

'75. Ueber die allgemeinen bedeckungen der amphibien. Arch. f. mikr. anat., vol. 12, p. 119-242.

'76. Die hautdecke und hautsinnesorgane der urodelen. Morph. jahrb., vol. 2, p. 286-318, pl. 18-21.

'88. Pigmente der hautdecke und der iris. Verh. phys. med. ges. Würzburg, vol. 22, p. 241-265.

'90. Intra- und interzellulare gänge. Biol. centralbl., vol. 10, p. 392-396.

Lister, J.

'58. On the cutaneous pigmentary system of the frog. Phil. trans. roy. soc. London, vol. 148, pt. 2, p. 627-644.

Loeb, J.

'93. A contribution to the physiology of coloration in animals. Journ. morph., vol. 8, p. 161-164.

356 PROCEEDINGS: BOSTON SOCIETY NATURAL HISTORY.

Lönnberg, E.

- '96. Notes on tailed batrachians without lungs. Zool. anz., vol. 19, p. 33-37.

Marcacci, A.

- '94. L'asfissia negli animali a sangue freddo. Atti. soc. tosc. sci. nat. Pisa, vol. 13, p. 322-356.

Maurer, F.

- '97. Blutgefäße im epithel. Morph. jahrb., vol. 25, p. 190-201, pl. 11.

Miller, W. S.

- :00. The vascular system of *Necturus maculatus*. Bull. univ. Wisconsin, no. 33, p. 227-234, 2 pls.

Paulicki.

- '84. Ueber die haut des axolotls. Arch. f. mikr. anat., vol. 24, p. 120-173, pl. 8-9.

Pfützner, W.

- '80. Die epidermis der amphibien. Morph. jahrb., vol. 6, p. 469-526, pl. 24-25.

- '70. Die Leydigen schleimzellen in der epidermis der larve von *Salamandra maculosa*. Kiel.

Phisalix, C.

- :00. Recherches embryologiques, histologiques et physiologiques sur les glandes à venin de la salamandre terrestre. Bull. mus. d'hist. nat., Paris, p. 294-300.

- :00a. Observations sur la note précédente [Glandes cutanées de la salamandre terrestre]. Compt. rend. soc. biol. Paris, vol. 52, p. 962.

Ritter, W. E., and Miller, L.

- '99. A contribution to the life history of *Autodax lugubris* Hallow., a Californian salamander. Amer. nat., vol. 33, p. 691-704, 7 text figs.

Rudneff, M.

- '65. Ueber die epidermoidale schicht der froschhaut. Arch. f. mikr. anat., vol. 1, p. 295-298.

Rusconi.

- '54. Histoire naturelle de la salamandre terrestre. Pavia.

Sarasin, P. and F.

- '87. Die letztenendigungen der blutkapillaren den intercellularräumen der epidermis. Chapter in Ergebnisse naturwissenschaftlicher forschungen auf Ceylon, 1884-1886. Wiesbaden, 4to, vol. 2, Zur entwicklungsgeschichte und anatomie der ceylonesischen blindwühle. *Ichthyophis glutinosus*, pt. 2, p. 57-71.

Schultz, P.

- '89. Ueber die giftdrüsen der kröten und salamander. Arch. f. mikr. anat., vol. 34, p. 11-58, pl. 2.

Shore, T. W.

- :00. Unusual arrangement of the renal portal vein in the frog (*Rana temporaria*). Journ. anat. and physiol., vol. 34, p. 398-402, 1 text fig.

Suchard, E.

- :02. Structure du bulbe du coeur, du tronc artériel et des vaisseaux

qui partent de ce tronc chez quelques batraciens. Arch. d'anat. micr., vol. 5, p. 457-484, pl. 15-16, text fig. 1-5.

Wiedersheim, R.

'76. Die kopfdrüsen der geschwänzten amphibien und die glandula intermaxillaris der anuren. Zeitschr. f. wiss. zool., vol. 27, p. 1-50, pl. 1-4.

'93. Grundriss der vergleichenden anatomie der wirbelthiere. Jena: 695 pp., 4 pls., 387 text figs.

Wilder, H. H.

'94. Lungenlose salamandriden. Anat. anz., vol. 9, p. 216-220, 3 text figs.

'96. Lungless salamanders. Anat. anz., vol. 12, p. 182-192, 7 text figs.

:01. The pharyngo-oesophageal lung of Desmognathus. Amer. nat., vol. 35, p. 183-186, 1 text fig.

Woldt, M.

'98. The pulmonary arch of lungless salamanders. Proc. Indiana acad. sci., p. 206.

*Printed January, 1906.*

## EXPLANATION OF PLATES.

### ABBREVIATIONS.

<i>a. car. ext.</i> Arteria carotis externa.	<i>cut.</i> Cutis.
<i>a. car. int.</i> Arteria carotis interna.	<i>cut. bas.</i> Basement layer of cutis.
<i>a. cut.</i> Arteria cutanea.	<i>cutic.</i> Cuticula.
<i>a. duod.</i> Arteria duodenalis.	<i>duc. cu.</i> Ductus Cuvieri.
<i>a. epigas.</i> Arteria epigastrica.	<i>ep.</i> Epidermis.
<i>a. gas.</i> Arteria gastrica.	<i>ept.</i> Epithelium.
<i>a. hep.</i> Arteria hepatica.	<i>ex. op.</i> External opening of slime gland.
<i>a. il.</i> Arteria iliaca.	<i>gl.</i> Anal gland.
<i>a. int. com.</i> Arteria intestinalis communis.	<i>int.</i> Intestine.
<i>a. lien.</i> Arteria lienalis.	<i>kid.</i> Kidney.
<i>a. max. ext.</i> Arteria maxillaris externa.	<i>liv.</i> Liver.
<i>a. mes. ant.</i> Arteria mesenterica anterioris.	<i>mid-dor. line.</i> Middorsal line of alimentary canal.
<i>a. oc.</i> Arteria occipitalis.	<i>mid-ven. line.</i> Midventral line of alimentary canal.
<i>a. ph.</i> Arteria pharyngea.	<i>mus.</i> Muscle.
<i>a. pul.</i> Arteria pulmonalis.	<i>oes.</i> Esophagus.
<i>a. ster.</i> Arteria sternalis.	<i>ph.</i> Pharynx.
<i>a. subcl.</i> Arteria subclavia.	<i>pig.</i> Pigment.
<i>a. ver. col.</i> Arteria vertebralis colateralis.	<i>r. abdom.</i> Ramus abdominalis.
<i>aa. gas.</i> Arteriae gastricae.	<i>rec.</i> Rectum.
<i>aa. gen.</i> Arteriae genitales.	<i>sin. ven.</i> Sinus venosus.
<i>aa. mes.</i> Arteriae mesentericae.	<i>sl. gl.</i> Slime gland.
<i>aa. urogen.</i> Arteriae urogenitales.	<i>spl.</i> Spleen.
<i>aa. ver. col.</i> Arteriae vertebrales colaterales.	<i>stom.</i> Stomach.
<i>an.</i> Anus.	<i>sup.</i> Superficial surface.
<i>ao.</i> Aorta.	<i>tr. ar.</i> Truncus arteriosus.
<i>b.</i> Place where a capillary branch bends in a plane vertical to the surface and ocular plane.	<i>v. abdom.</i> Vena abdominalis.
<i>b. to. pul.</i> Branch of arteria gastrica which anastomoses with arteria pulmonalis.	<i>v. caud.</i> Vena caudalis.
<i>bl. cor.</i> Blood corpuscle.	<i>v. cava post.</i> Vena cava posterioris.
<i>blad.</i> Bladder.	<i>v. cut. mag.</i> Vena cutanea magna.
<i>cap.</i> Capillary.	<i>v. cut. par.</i> Vena cutanea parva.
<i>cap. sub. cut.</i> Subcutaneous capillary.	<i>v. gas. duo.</i> Vena gastrico-duodenalis.
	<i>v. haem.</i> Vena haemorrhoidalis.
	<i>v. il.</i> Vena iliaca.
	<i>v. il. com.</i> Vena iliaca communis.
	<i>v. int.</i> Vena intestinalis.
	<i>v. jug. ext.</i> Vena jugularis externa.
	<i>v. jug. int.</i> Vena jugularis interna.

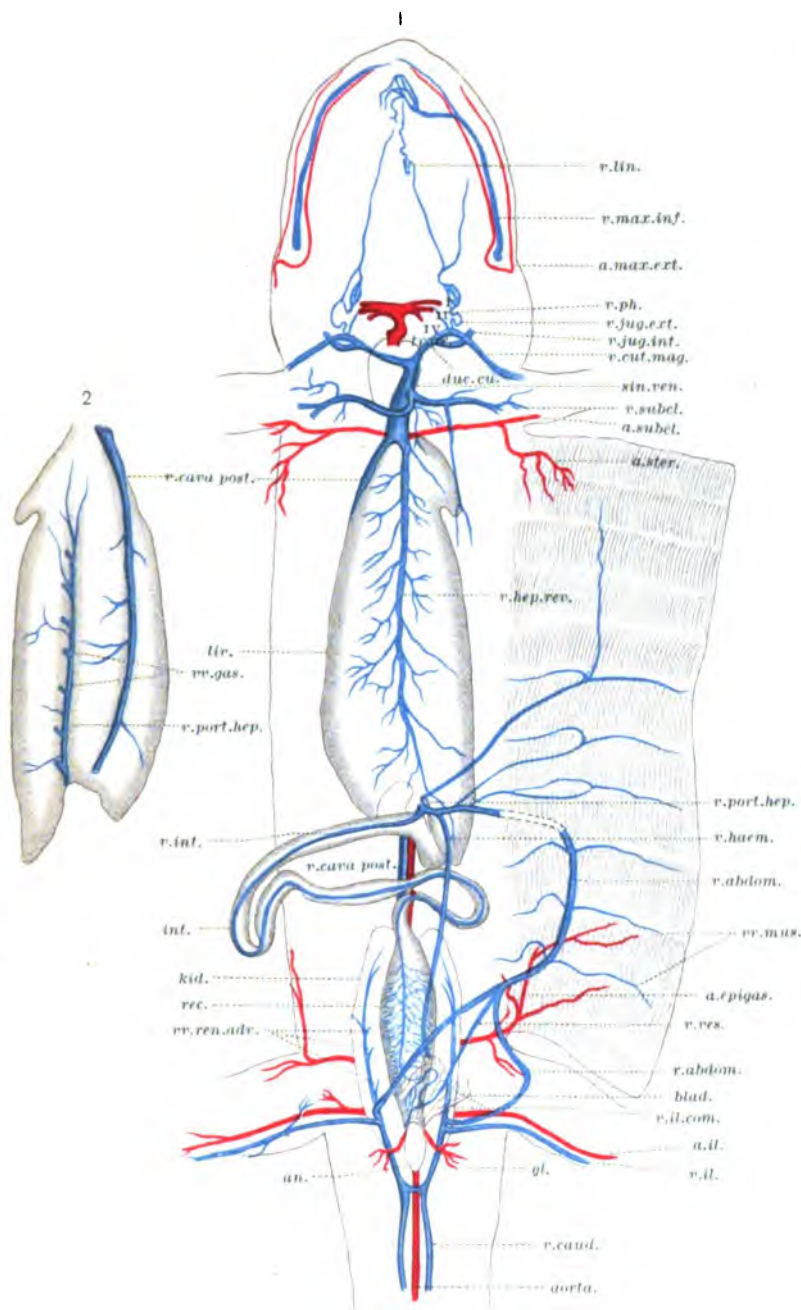


<i>v. lien.</i> Vena lienalis.	<i>v. ves.</i> Vena vesicularis.
<i>v. lin.</i> Vena lingualis.	<i>v. gas.</i> Venae gastricae.
<i>v. max. inf.</i> Vena maxillaris inferioris.	<i>vv. mus.</i> Venae musculares.
<i>v. max. sup.</i> Vena maxillaris superioris.	<i>vv. oes.</i> Venae oesophageae.
<i>v. mes.</i> Vena mesenterica.	<i>vv. ren. adv.</i> Venae renales advehentes.
<i>v. ph.</i> Vena pharyngea.	<i>vert.</i> Vertebra.
<i>v. port. hep.</i> Vena porta hepatis.	<i>I.</i> First arterial arch.
<i>v. ren. rev.</i> Vena renalis reheventis.	<i>II.</i> Second arterial arch.
<i>v. subcl.</i> Vena subclavia.	<i>IV.</i> Fourth arterial arch.

SEELYE.—Circulatory System of *Desmognathus*.

PLATE 23.

- Fig. 1. Circulatory system of *Desmognathus fusca*.  $\times 5$ . Ventral view showing the more superficial blood vessels. The ventral body wall is laid back to one side.
- Fig. 2. The liver and its blood vessels. Dorsal view.





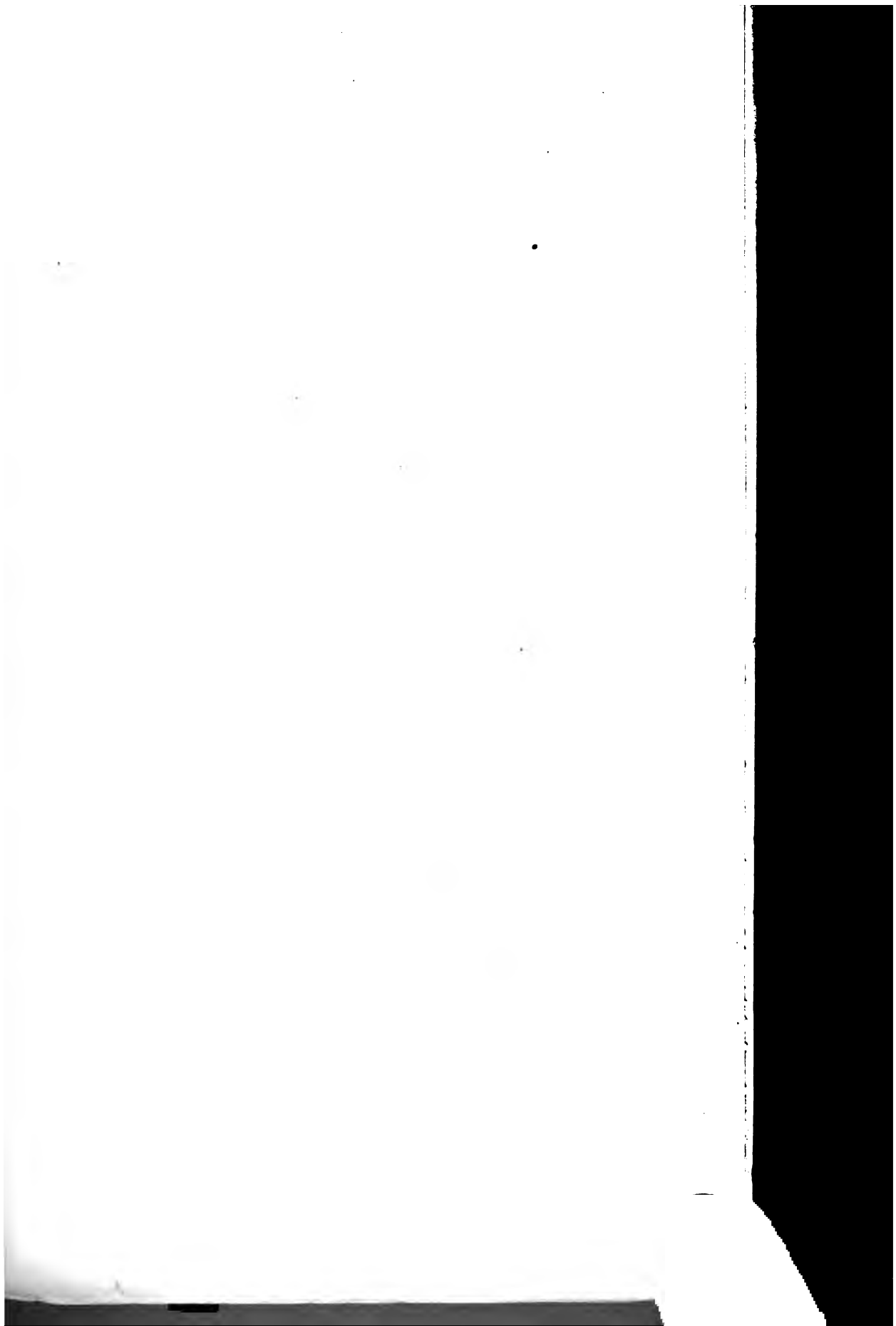
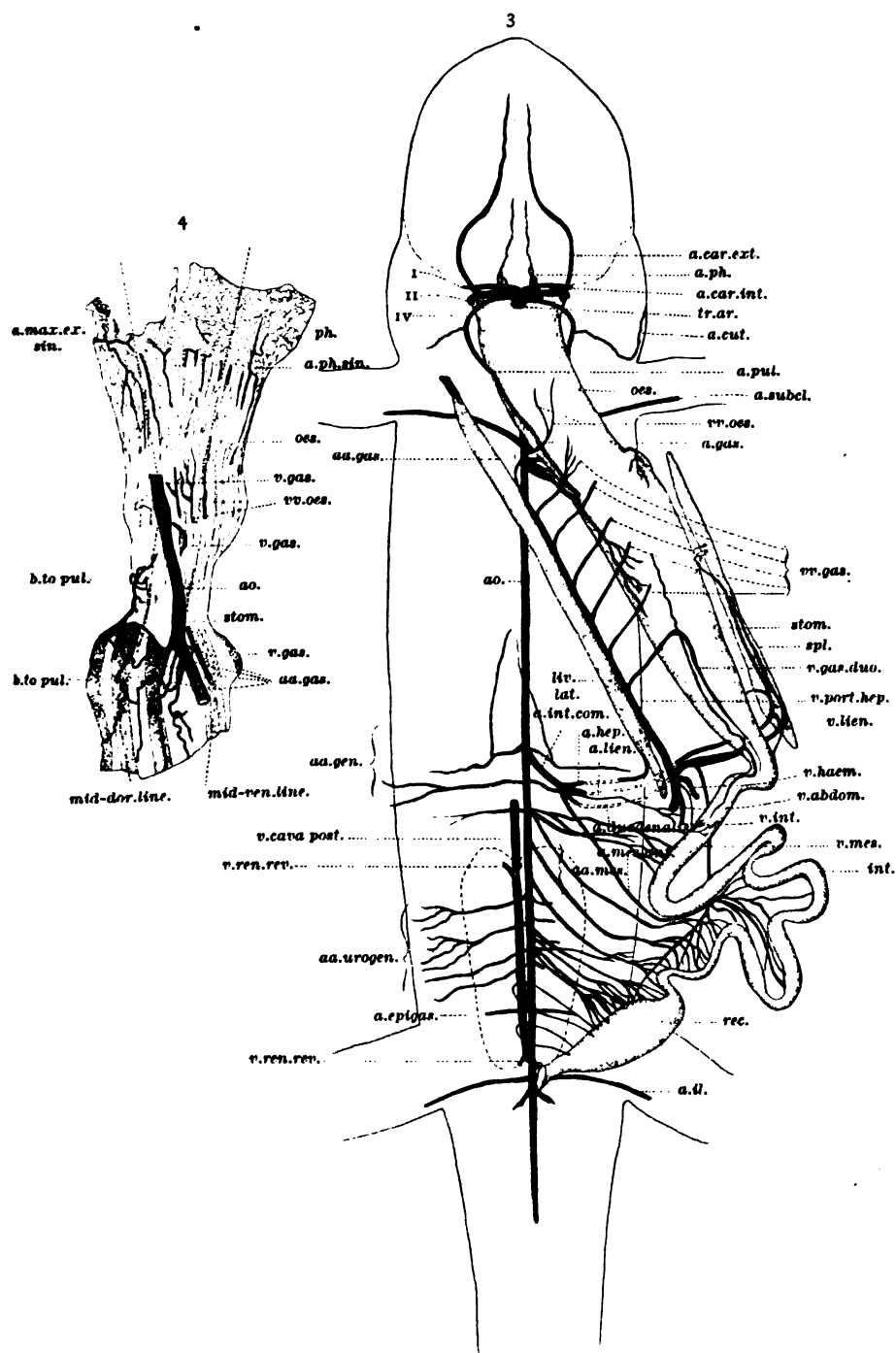


PLATE 24.

- Fig. 3. Circulatory system of *Desmognathus fusca*.  $\times 5$ . Ventral view showing the deeper blood vessels. The more superficial ventral blood vessels have been removed, and some of the organs displaced.
- Fig. 4. Outer surface of esophagus with adjoining parts of pharynx and stomach of *Desmognathus fusca*. The alimentary canal has been opened by a longitudinal incision on the left side, and spread out. The posterior end of this portion of the aorta is slightly displaced to the right. The specimen was injected with a carmine-gelatin mass, and this region cleared with oil of cloves. Drawn with Abbé-Zeiss camera lucida under dissecting lens.  $\times 10$ , circa.



1

2





PLATE 25.

- Fig. 5. Circulatory system of *Desmognathus fusca*.  $\times 5$ . Ventral view, showing the dorsal blood vessels. The lower jaw, visceral organs, and most of the muscles have been removed.
- Fig. 6. Vena cutanea parva and its tributaries, showing the vein turned aside and out from the dorsal side of the head. The small portion of the vena cutanea magna and the point of its connection with vena cutanea parva as in fig. 5.

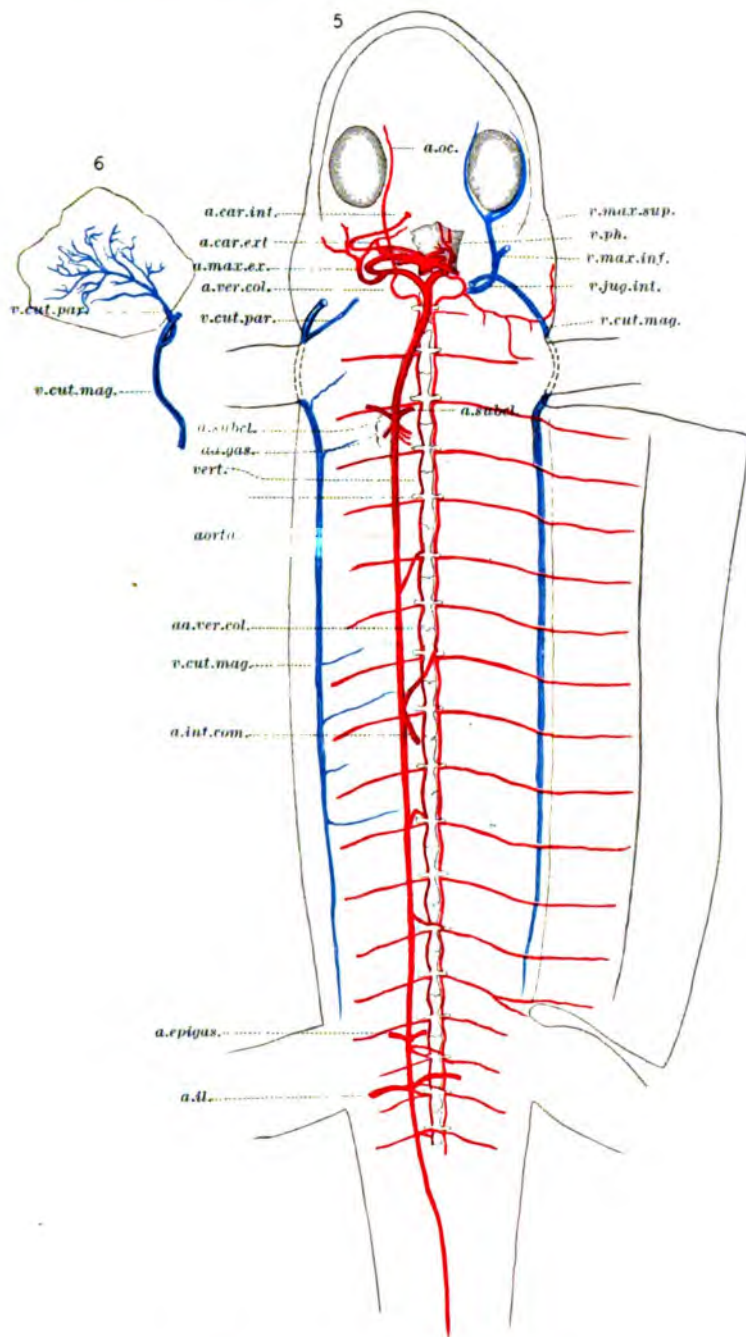
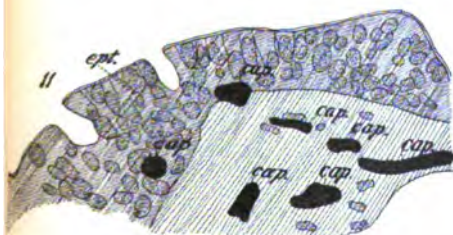
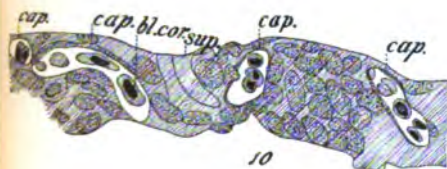
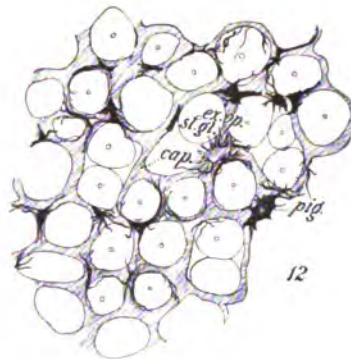
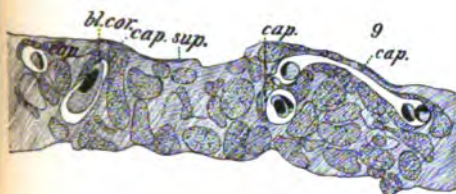
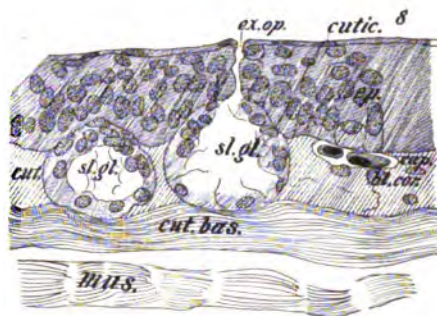
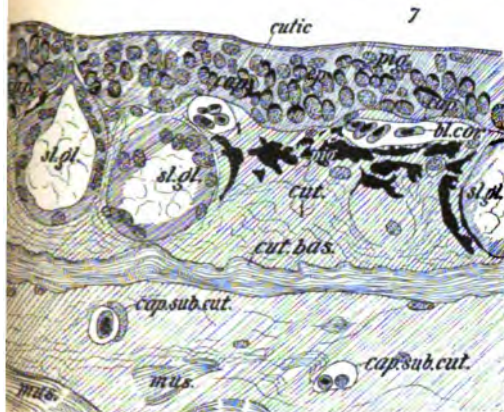






PLATE 26.

- Figs. 7, 8. Cross sections through the integument of *Desmognathus fusca*. Abbé-Zeiss camera lucida, Leitz oc. 1, obj. 6.
- Figs. 9, 10. Cross sections through pharyngeal epithelium of *Desmognathus fusca*. Abbé-Zeiss camera lucida, Leitz oc. 1, obj. 6.
- Fig. 11. Cross section through esophageal wall of *Desmognathus fusca*. From a specimen injected with a carmine-gelatin mass. Abbé-Zeiss camera lucida, Zeiss oc. 1, obj. DD.
- Fig. 12. Surface view of the capillary network in the integument of *Desmognathus fusca*. From a specimen injected with a carmine-gelatin mass. A bit of the integument removed and cleared in oil of cloves. Abbé-Zeiss camera lucida, Zeiss oc. 1, obj. AA.
- Fig. 13. Surface view of the capillary network in the pharyngeal epithelium of *Desmognathus fusca*. From a specimen injected with a carmine-gelatin mass. A bit of the epithelium removed and cleared in oil of cloves. Abbé-Zeiss camera lucida, Zeiss oc. 1, obj. DD.







Price list of recent memoirs. 4to.

- Vol. VI, No. 1.** The anatomy and phylogeny of the Coniferales. Part 2. The Abietineae. By E. C. Jeffrey. 37 pp., 7 pls. \$1.50.
- Vol. V, No. 11.** Fossil footprints of the Jura-Trias of North America. By R. S. Lull, Ph.D. 97 pp., 1 pl. \$2.00.
- No. 10.** The anatomy and phylogeny of the Coniferales. Part 1. The genus *Sequoia*. By E. C. Jeffrey. 19 pp., 4 pls. \$1.00.
- No. 9.** The skeletal system of *Necturus maculatus* Rafinesque. By H. H. Wilder, Ph.D. 53 pp., 6 plates. \$1.00.
- No. 8.** Observations on living Brachiopoda. By Edward S. Morse. 73 pp., 23 pls. \$2.00.
- No. 7.** Description of the human spines showing numerical variation, in the Warren Museum of the Harvard Medical School. By Thomas Dwight. 76 pp. \$1.50.
- No. 6.** The anatomy and development of *Cassiopea zamachana*. By Robert Payne Bigelow. 46 pp., 8 plates. \$1.40.
- No. 5.** The development, structure, and affinities of the genus *Equisetum*. By Edward C. Jeffrey. 38 pp., 5 plates. \$1.00.
- No. 4.** Localized stages in development in plants and animals. By Robert T. Jackson. 65 pp., 10 plates. \$2.00.
- No. 3.** *Synapta vivipara*: A contribution to the morphology of Echinoderms. By Hubert Lyman Clark. 35 pp., 5 plates. \$2.00.
- No. 2.** Notes on the dissection and brain of the Chimpanzee "Gumbo." By Thomas Dwight. 21 pp., 4 plates. \$1.00.
- No. 1.** On the reserve cellulose of the seeds of Liliaceae and of some related orders. By Grace E. Cooley. 29 pp., 6 plates. \$1.00.
- Vol. IV, No. 14.** A bibliography of Vertebrate embryology. By Charles Sedgwick Minot. 128 pp. \$2.50.
- No. 13.** Fusion of hands. By Thomas Dwight. 14 pp., 2 plates. 75 cts.
- No. 12.** The insects of the Triassic beds at Fairplay, Colorado. By Samuel H. Scudder. 16 pp., 2 plates.
- No. 11.** Illustrations of the Carboniferous Arachnida of North America, of the orders Anthracomarti and Pedipalpi. By Samuel H. Scudder. 14 pp., 2 plates.
- No. 10.** New Carboniferous Myriapoda from Illinois. By Samuel H. Scudder. 26 pp., 6 plates.
- No. 9.** New types of cockroaches from the Carboniferous deposits of the United States. By Samuel H. Scudder. 16 pp., 2 plates. Nos. 9-12, \$3.25.
- No. 8.** Phylogeny of the Pelecypoda; the Aviculidae and their allies. By Robert Tracy Jackson. 124 pp., 8 plates. \$3.00.
- No. 7.** The flora of the Kurile Islands. By K. Miyabe. 74 pp., 1 plate. \$1.75.
- No. 6.** The Entomophthorae of the United States. By Roland Thaxter. 70 pp., 8 plates. \$3.50.
- No. 5.** The Taconic of Georgia and the report on the geology of Vermont. By Jules Marcou. 28 pp., 1 plate. \$1.00.
- No. 4.** A Study of North American Geraniaceae. By William Trelease. 34 pp., 4 plates. \$1.25.
- No. 3.** The introduction and spread of *Pieris rapae* in North America, 1800-1885. By Samuel H. Scudder. 18 pp., 1 plate. 50 cts.
- No. 2.** The development of the ostrich fern, *Onoclea struthiopteris*. By Douglas H. Campbell. 36 pp., 4 plates. \$1.50.
- No. 1.** The significance of bone structure. By Thomas Dwight. 17 pp., 3 plates. \$1.25.

# Boston Society of Natural History.

## RECENT PUBLICATIONS.

- Proceedings.** 8vo. (For price list of Memoirs, see third page of cover.)
- Vol. 32, No. 8.** Anatomy of *Boophilus nanulatus* Say. By S. R. Williams. 22 pp., 5 pls. 50 cts.
- No. 7. Birds of the southern Lesser Antilles. By A. H. Clark. 110 pp. \$1.00.
- No. 6. Alimentary tract of the mosquito. By M. T. Thompson. 58 pp., 8 pls. 75 cts.
- No. 5. Proceedings of the Annual Meeting, May 3, 1905. 20 pp. 20 cts.
- No. 4. Development of ascus and spore formation in Ascomycetes. By J. E. Faull. 37 pp., 5 pls. 50 cts.
- No. 3. General anatomy of *Typhlomolge rathbuni*. By E. T. Emerson. 34 pp., 5 pls. 50 cts.
- No. 2. List of shell-bearing Mollusca of Frenchman's Bay, Maine. By L. Blaney. 19 pp., 1 pl. 25 cts.
- No. 1. Proceedings of the Annual Meeting, May 4, 1904. 21 pp. 20 cts.
- Vol. 31, No. 10.** The anatomy and development of the terrestrial nemertean (*Geonemertes agricola*) of Bermuda. By W. R. Coe. 40 pp., 3 pls. 50 cts.
- No. 9. North American Ustilaginaceae. By G. P. Clinton. 200 pp. \$2.00.
- No. 8. Pycnogonida collected at Bermuda in the summer of 1903. By L. J. Cole. 14 pp., 3 pls. 25 cts.
- No. 7. Trichomes of the root in vascular Cryptogams and Angiosperms. By R. G. Leavitt. 41 pp., 4 pls. 50 cts.
- No. 6. Contributions from the Gray herbarium of Harvard University. New series.—No. 27. By B. L. Robinson. 25 pp. 25 cts.
- No. 5. Observations on the cytology of *Arctasporea pulchra* Thaxter. By C. A. King. 35 pp., 5 pls. 50 cts.
- No. 4. The metamorphoses of the hermit crab. By M. T. Thompson. 63 pp., 7 pls. 75 cts.
- No. 3. Systematic results of the study of North American land mammals during the years 1901 and 1902. By G. S. Miller, Jr., and J. A. G. Rehn. 85 pp. 50 cts.
- No. 2. Proceedings of the Annual Meeting, May 6, 1903. 37 pp. 30 cts.
- No. 1. A rare Thalassinid and its larva. By M. T. Thompson. 21 pp., 5 pls. 35 cts.
- Vol. 30, No. 7.** The life history, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*. By W. C. Curtis. 45 pp., 11 plates. 75 cts.
- No. 6. Monograph of the Acrasieae. By E. W. Olive. 63 pp., 4 plates. 50 cts.
- No. 5. Proceedings of the Annual Meeting, May 7, 1902. 15 pp. 15 cts.
- No. 4. Memorial of Professor Alpheus Hyatt. 20 pp. 10 cts.
- No. 3. The origin of eskers. By W. O. Crosby. 36 pp., 30 cts.
- No. 2. The Medford Dike area. By A. W. G. Wilson. 21 pp., 4 plates. 35 cts.
- No. 1. Systematic results of the study of North American land mammals to the close of the year 1900. By G. S. Miller, Jr., and J. A. G. Rehn. 352 pp. \$1.25.
- Vol. 29, No. 18.** The Polychaeta of the Puget Sound Region. By H. P. Johnson. 56 pp., 19 plates. 55 cts.
- No. 17. Proceedings of the Annual Meeting, May 1, 1901. 35 pp. 10 cts.
- No. 16. Bermudan Echinoderms. A report on observations and collections made in 1899. By H. L. Clark. 7 pp. 10 cts.
- No. 15. Echinoderms from Puget Sound: Observations made on the Echinoderms collected by the parties from Columbia University, in Puget Sound in 1896 and 1897. By H. L. Clark. 15 pp., 4 plates. 30 cts.
- No. 14. Glacial erosion in France, Switzerland and Norway. By William Morris Davis. 50 pp., 3 plates. 50 cts.
- No. 13. The embryonic history of imaginal discs in *Melophagus ovinus* L., together with an account of the earlier stages in the development of the insect. By H. S. Pratt. 32 pp., 7 plates. 75 cts.
- No. 12. Proceedings of the Annual Meeting, May 2, 1900. 18 pp. 10 cts.
- No. 11. A revision of the systematic names employed by writers on the morphology of the Acmaeidae. By M. A. Willcox. 6 pp. 10 cts.
- No. 10. On a hitherto unrecognized form of blood circulation without capillaries in the organs of vertebrata. By Charles Sedgwick Minot. 31 pp. 35 cts.
- No. 9. The occurrence of fossils in the Roxbury conglomerate. By Henry T. Burr and Robert E. Burke. 6 pp., 1 plate. 20 cts.
- No. 8. The blood vessels of the heart in *Carcharias*, *Raja*, and *Ania*. By G. H. Parker and F. K. Davis. 16 pp., 8 plates. 25 cts.

*With the description  
of the anatomy*

**Anomalies of the Pulmonary  
Artery in Necturus**

By STEPHEN R. WILLIAMS  
Professor of Zoology, Miami University

Reprinted from THE ANATOMICAL RECORD, Vol. III, No.  
7, July, 1909





## ANOMALIES OF THE PULMONARY ARTERY IN NECTURUS.

BY

STEPHEN R. WILLIAMS.

*Professor of Zoology, Miami University.*

The specimens of *Necturus maculosus* (Raf.) to be described in this paper are adult animals, which have been injected through the ventral aorta with red starch mass. The injections may be called good, since the main arterial vessels and their branches are well distended. None of the specimens show any evidence that the pulmonary circulation has been disturbed through injury or pathological condition.

In the first case the arteries are arranged as shown in Fig. 1. The right side of the animal is normal. Here the pulmonary artery arises from the combined portion of the second and third efferent aortic arches. On its way to the lung it sends small branches to the muscles of the pectoral region.<sup>1</sup> These are comparable with the large cutaneous branch of the pulmonary artery in the frog.<sup>2</sup> After sending out the pectoral branches, the pulmonary artery of *Necturus*, as described by Miller, "passes across the dorsal surface of the lung to gain its dorso-mesial side, along which it runs, gradually diminishing in size, to its tip."<sup>3</sup> This normal condition is found on the right side.

The left lung of the *Necturus* shown in Fig. 1 receives its blood at its extreme distal end. The supply is from a large seventh intercostal trunk, which appears at the level of the twelfth vertebra, posterior of the celiac artery. This intercostal vessel divides at once on

<sup>1</sup>These branches have been described by W. S. Miller in "The Vascular System of *Necturus maculatus*." Bull. Univ. Wisconsin, No. 33, pp. 213-214.

<sup>2</sup>Ecker, A. The Anatomy of the Frog. (Translated by G. Haslam.) 1889, p. 229, Fig. 149.

<sup>3</sup>Miller, William S. The Blood and Lymph Vessels of the Lung of *Necturus maculatus*. Amer. Journ. Anat., 1905, Vol. IV, p. 446.

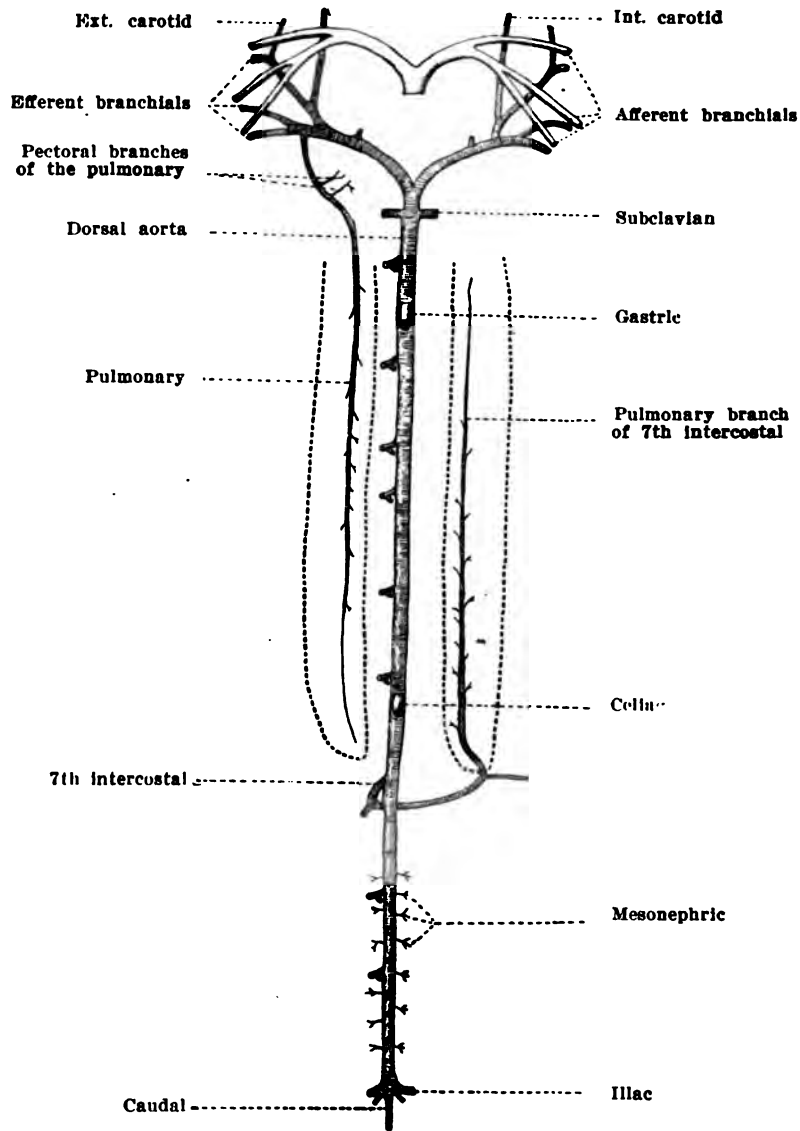


FIG. 1.—Ventral view of the arteries of an adult *Necturus*. Natural size. The right lung receives its blood from the 2d and 3d efferent branchial arteries, as is normal; the left lung is supplied by a branch of the seventh intercostal artery.

leaving the aorta and is so turned that both divisions are on the right side. The left branch, which is much larger, turns towards its own side dorsal to the aorta. It is entirely free from the musculature until after it has branched. The larger portion then enters the left lung near its tip and runs forward along its ventro-mesial side. The remainder of the vessel, reduced to less than one-third of its previous size, penetrates the musculature of the left side of the body about 5 mm. laterally from the tip of the lung.

This pulmonary vessel appears as the reverse of the normal artery, since it runs anteriorly from the tip toward the base of the lung. It gives off lateral branches alternately, and grows smaller and smaller until the starch mass can penetrate no farther. Beyond this point a fine line, due to the presence of clotted blood, indicates the continuance of the vessel for a short distance. The diminution and stopping of the injected vessel while on the lung, and the absence of any starch mass starting from the fully injected aortic arch, indicate that there is no vessel at all comparable with the normal proximal end of the pulmonary artery. It is quite possible, however, that it is represented by capillary connections.

This extraordinary anomaly may be readily explained through embryological development. It is generally believed that after the vascular system has become established in very young embryos, all subsequent vessels arise from it as offshoots. Where there is a connective tissue pathway, a branch from a neighboring vessel is likely to enter it and to anastomose with such other vessels as it encounters. If a favorable channel results, the small vessel becomes a main channel.<sup>4</sup> A striking illustration of this mode of development has recently been supplied by Spalteholz.<sup>5</sup> It has been known for some time that in certain reptiles a bridge of connective tissue extends from the tip of the heart across the pericardial cavity to the thoracic wall. Spalteholz has shown that a branch of the adjacent

<sup>4</sup>This conception of vascular development was advocated by F. T. Lewis at the meeting of American Anatomists in 1903, and by H. E. Evans at their last session, in 1908.

<sup>5</sup>Spalteholz, W. Zur vergleichenden Anatomie der Aa. coronariae cordis. *Verh. der. anat. Gesellschaft*, 1908, pp. 169-180.

internal mammary artery may enter this bridge and extend to the heart, thus becoming a coronary artery. The heart may receive its blood supply from its apex as well as from its base provided that the connective tissue pathway is present. In the lung of *Necturus* the mesentery is the connective tissue path, although a slender and apparently unfavorable one. In the specimen under discussion either a branch of the pulmonary artery passed out from the lung to anastomose with the intercostal artery, or a branch of the latter

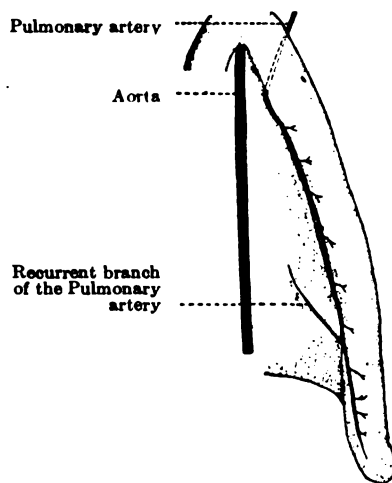


FIG. 2.

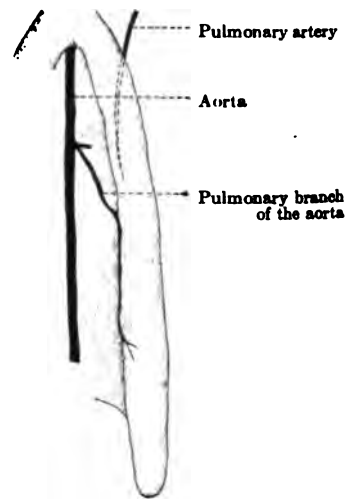


FIG. 3.

FIGS. 2 and 3.—Variations in the pulmonary arteries in the left lung of *Necturus*. 2/3 natural size.

entered the lung and joined the pulmonary branches. That both of these processes occur is suggested by the following variations.

Fig. 2 represents a left lung, 100 mm. in length, which is free from the mesentery along its distal 20 mm. At a point 9 mm. before the lung becomes free, at the level of the middle of the eleventh vertebra, a fairly large branch passes from the pulmonary artery toward the median line. It is enclosed in the mesentery. This branch tapers gradually without forking, and terminates without making demonstrable connections with other vessels. It clearly conveyed a stream of blood away from the lung. In the case shown



in Fig. 3, however, the dorsal aorta sends a branch to the left lung which supplies its distal two-thirds.<sup>6</sup> Here the current of blood is toward the distal end of the lung instead of away from it as in Fig. 2.

All three of these variations may be explained on the basis of embryonic capillary connections between the dorsal aorta and the pulmonary artery. Although such connections have not yet been observed in *Necturus* embryos, they may be confidently predicted. They have already been found by Dr. Evans in chicks incubated from sixty to seventy hours. It will be remembered that in the human adult, branches of the bronchial artery, which comes from the aorta, have been said by several investigators to anastomose with the pulmonary artery in the lung. Miller and others are unable to find such connections.<sup>7</sup> But Nicolas<sup>8</sup> has stated that "it appears well established that the pulmonary arteries (of man) anastomose with the bronchial arteries not only through a capillary network, but also by branches which are quite large, and which may attain a diameter of 0.5 mm. or more." Detached portions or "accessory lobes" of the human lung are sometimes supplied entirely by a branch of the thoracic aorta, and are drained by veins emptying into the azygos system. Simpson<sup>9</sup> described such a case in a child at birth, and found records of two others, occurring at three months and eighteen years respectively. In one case the artery to the accessory lobe left the aorta at the level of the seventh thoracic vertebra; in the other two it was at the level of the tenth vertebra. This is comparable with the arrangement in the abnormal *Necturus*.

Abnormal vessels entering the lung of the frog, near its apex, have been found by several observers. The veins have received more attention than the arteries. T. W. Shore has figured two cases, in

\*The dissection and sketch of this specimen were made by Dr. F. T. Lewis when studying with me in the zoological laboratory in Cambridge. I am indebted to him for the memorandum concerning it.

<sup>7</sup>Miller, William S. The Arrangement of the Bronchial Blood vessels. (Preliminary Communication.) *Anat. Anz.*, 1906, Vol. 28, pp. 432-436.

<sup>8</sup>Nicolas, A. See Poirier's *Traité d'Anatomie Humaine*, Paris, 1895, Vol. IV, p. 528.

<sup>9</sup>Simpson, G. C. E. A case of accessory lobe of the right lung. *Journ. Anat. and Phys.*, 1908, Vol. 42, pp. 221-225.

one of which a branch of the renal portal vein, and in the other a branch of the hepatic portal vein entered the lung.<sup>10</sup> E. Warren<sup>11</sup> had previously described and figured three similar cases, in one of which a branch of the renal portal vein joined a branch of the hepatic portal, and the resulting trunk entered the left lung near its apex. In this case it is recorded that a branch of the posterior mesenteric artery accompanied the vein into the lung, and the figure indicates that it anastomosed with a normal pulmonary artery. Warren states that "this arrangement of blood-vessels is strikingly similar to that seen in a teleostean fish, where an artery runs from the mesenteric artery into the rete mirabile of the air-bladder, and from there the blood is carried by a vein into the portal system." But he hesitated very properly before interpreting the anomaly in the frog as a reversion to a fish-like ancestor. G. P. Mudge<sup>12</sup> recorded still another case occurring in the frog. A branch of the celiac artery entered the right lung and two branches of the superior mesenteric artery entered the left lung. On both sides the arteries were accompanied by branches of the portal vein. Mudge states that in *Ophidia Hyrtl* found secondary pulmonary arteries arising from the aorta and the arteries of the liver, œsophagus, and stomach; the corresponding veins entered the portal system. Mudge concludes with the following statement: "Whether the close correspondence between the remarkable condition herein described as abnormal for the frog and that apparently normal for certain ophidians be indicative of anything more than mere coincidence, further investigation can alone determine."

The results of further investigation indicate that the occurrence of pulmonary branches of the aorta in the various classes of vertebrates has an embryological rather than an evolutionary significance. The connective tissue pathway being provided, capillary branches from the adjacent vessels will enter it, and occasionally, as in these *Necturus* specimens, certain of them will become very large, and notable as anomalies.

<sup>10</sup>Journ. Anat. and Phys., 1901, Vol. 35, pp. 323-329.

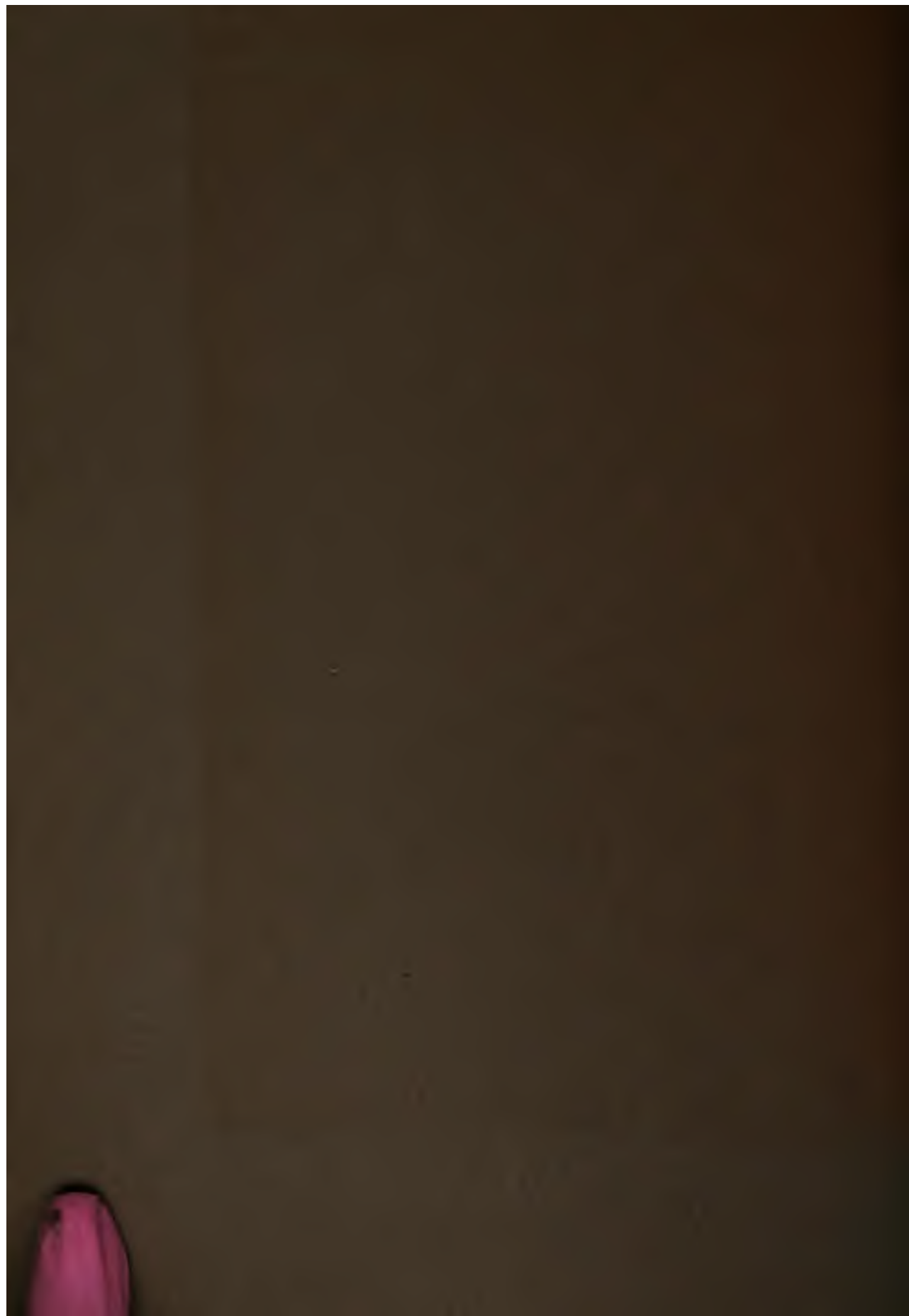
<sup>11</sup>Anat. Anz., 1900, Vol. 18, pp. 122-123.

<sup>12</sup>Journ. Anat. and Phys., 1898, Vol. 33, pp. 54-63.









*with the author's  
compliments.*

Royal Society  of Victoria.

19.

THE STRUCTURE OF THE  
TRUNCUS ARTERIOSUS IN SPECIES  
OF THE GENERA HYLAE,  
LIMNODYNASTES, CHIROLEPTES,  
HELEIOPORUS, PSEUDOPHRYNE  
AND NOTADEN.

By KATHLEEN K. OLIVER.

(Read 9th December, 1909.)

Reprinted from Proc. Roy. Soc. Victoria, Vol. XXII. (New Series), Pt. II.

ISSUED APRIL, 1910.





✓

20

ART. XIV.—*The Structure of the Truncus Arteriosus in Species of the genera Hyla, Limnodynastes, Chiroleptes, Heleioporus, Pseudophryne and Notaden.*

By KATHLEEN K. OLIVER.

(With Plates XXXVII-XXXIX).

[Read 9th December, 1909.]

In reading various biological authorities I have noticed a marked discrepancy in the different accounts of the number and relative importance of the valves of the frog's heart.

A. Milner Marshall and Ecker both deal with *Rana temporaria*, and each gives a different number of valves as guarding both the entrance to the Truncus Arteriosus from the Ventricle, and to the Synangium, from the Pylangium.

Bourne, in his description of the frog, does not name the species on which he is working, merely giving the generic name of *Rana*, and differs again in regard to the number of valves from both of the two above authorities.

In the following account a description is given of the structure of the Truncus Arteriosus in representatives of the three families of the Amphibia that are found in Australia. The species examined are as follows:—

Family *Hylidae*.

*Hyla aurea*.

Family *Cystignathidae*.

*Limnodynastes dorsalis*.

*Heleioporus pictus*.

*Chiroleptes alboguttatus*.

Family *Bufo*nidae.

*Notaden bennetti*.

*Pseudophryne semimarmorata*.

My thanks are due to Professor Spencer for his kind help, and for the use of the laboratory and department specimens of

the Melbourne University, also to Mr. John Booth and Mr. J. C. Gilmour, for the live specimens they have been at trouble to procure for me, thus aiding me in investigation with the dissecting microscope.

As regards the nomenclature of the valves to be dealt with hereafter, as no definite names appear to have been hitherto applied to them, I have called those between the Ventricle and the Pylangium the *pylangial valves*, and those between the Pylangium and Synangium, the *synangial*.

The accompanying table will serve to show the discrepancies in the accounts of the valves of the truncus arteriosus given by certain authors.

The interior of the truncus, as is well known, is divided into two parts—the proximal, called the *Pylangium*, and the distal, the *Synangium*.<sup>1</sup> In some species the line of demarcation between these two portions of the Truncus Arteriosus is very distinct externally (Fig. 2), while in others—e.g., *Hyla aurea* (Fig. 1)—there is little or no outward evidence of the division into proximal and distal compartments.

Just to the left of the opening from the ventricle, a dorsally attached septa arises, running the whole length of the Pylangium, and called, from the spiral twist in it, the *spiral valve or fold*. This spiral valve is free ventrally, and normally turns from the right side at the posterior end, to the left at the anterior. At the anterior end of the valve there are more or less well marked valves guarding the entrance to the Pulmo cutaneous arch.

The Synangium is that part of the truncus which is anterior to the spiral valve, and from it arise the systemic and carotid arches. The spiral fold is a constant feature, differing only as to shape and relative thickness in the various genera. The valves at the anterior end of the spiral fold, separating the Pylangium from the Synangium, while constantly present, are

<sup>1</sup> Different authors apply different names to the parts associated with what we call the *Truncus arteriosus*. Marshall, whom we follow, calls the whole structure the *Truncus arteriosus*, and divides it into a proximal part, the *Pylangium*, and a distal, the *Synangium*. Howes confines the term *Truncus* to the proximal part; Parker and Haswell call the proximal part the *Conus arteriosus* and the distal *bulbus aortae*; Holmes calls the proximal part the *bulbus cordis*, and the distal the *Truncus arteriosus*, whilst Ecker calls the proximal part the *Truncus*, though he sometimes applies the same name to the combined proximal and distal parts.

Author	No. of Pylangial Valves	No. of Syngangial Valves	Position of opening of Pulmo-cutaneous Arch
Marshall, "The Frog," 8th ed., 1902. Rana —	3 semilunar	3 semilunar	Syngangium
Howe's Atlas of Pract. Vert. Zoology, 1902, pl. 11. R. esculenta	Number not stated	Number not stated	Pylangium
Sedgwick, "Text-book of Zoology," p. 282. Rana platyrhina	3 semilunar	3 semilunar	Pylangium
Bourne, "Comp. Anatomy of Animals. Rana —	2 semilunar	3, to one of which spiral fold is fused	Opens "just above the middle and smallest of the three valves"
Holmes, "Biology of the Frog," p. 266; diagrams from Parker and Haswell, and Howes	3	Spiral valve "widens out at its anterior end into a cup-like valve. Two smaller valves occur at the same level."	Copies drawings in Parker and Haswell
Thomson, "Outlines of Zoology," p. 571	"Opening of pylangium into ventricle is guarded by 2 semilunar valves"	Number not stated	Not stated
Parker and Haswell, "Text-book of Biology," p. 259. R. temporaria	3 small semilunar	1 valve, "and by the free end of the longitudinal valve"	"Conus" (= pylangium)
Parker and Parker, "Pract. Zoology," p. 87. R. temporaria	3 semilunar	1 semilunar, and "free flap of longitudinal valve. The pulmo-cutaneous aperture is also guarded by a small valve."	"Conus"
Chalmers Mitchell, "Outlines of Biology," p. 251	3 semilunar	"3 pocket-shaped valves, the openings of which are directed away from the heart."	Aperture of pulmo-cutaneous trunk "immediately behind" the valves
Rolleston, "Forms of Animal Life," ed. by Jackson, p. 76	3 semilunar	3, of which one is the spiral fold. Two other smaller ones, one dorsal, one ventral. A vertical septum placed transversely divides origin of pulmonary arteries from the origin of aorta and carotida.	Pylangium
Peters, "The Frog," 1st ed., 1902.	2		Pylangium

more or less modified in the different genera. In some cases one or other of them seem almost to disappear; in others they appear to be fully developed, and show distinct fusion with the top of the spiral fold.

There is in *Hyla aurea* a modification of the spiral fold, which will be recorded under the detailed account of that genus, and which is interesting physiologically, in that it suggests a theory of the blood flow which as yet does not appear to have been considered. The solid objects are drawn as dissected, and the sections are taken from consecutive series, the most diagrammatic and typical being chosen.

#### HYLIDAE.

1. *Hyla aurea*. (Plate XXXVII., Figs. 1, 2, 3, 4, 5, 6.)

The opening from the Ventricle to the Truncus Arteriosus is on the right of the spiral fold, at the extreme proximal end. It is guarded by two laterally placed semi-lunar valves, connected by cordae tendinae, with the inner wall of the Pylangium.

At the anterior end of the spiral fold, guarding the opening to the Pulmo-cutaneous arch, and on the left side of the fold, is one very definite semilunar valve (v.), attached dorsally, and free ventrally, and one small flap of membrane which may be taken as a half valve. It lies to the right of the larger valve, and is fused with it, and lies dorsal to the turned top of the spiral valve, so as to be invisible in a dissection from the ventral side. The spiral valve in *Hyla* is very strongly developed, there being a very definite spiral twist. (Fig. 1.) The free edges are thicker than the main part of the valve, and are softly rounded. It is attached dorsally only, and is free along the whole ventral border. The right hand end of the synangial half-valve fuses with the spiral valve a short distance posterior to the anterior end of its free edge.

The papilla on which the Carotids open (Car.) is most distinct, its edges overlapping the opening to the systemic to a slight extent.

Developed in connection with the spiral valve is an interlocking apparatus, presumably junctioning in conjunction with

90

the synangial valves in regulating the blood flow through the Truncus.

On the right hand wall of the Truncus a definite, papilla-like structure is present (p), and opposite it on the same side of the fold is a depression (d), into which the papilla fits. Bourne, in his work on *Rana*, states that the Pulmo-cutaneous arch opens from the Synangium, anterior to the spiral valve and its attendant synangial valves; also he figures the valves as facing up towards the cavity of the Synangium.

The synangial valves in the Australian frogs that I have investigated are between the Pulmo-cutaneous arch and the Synangium, and this position, together with the presence of the interlocking apparatus, would suggest the following theory as to the regulation of the blood flow through the Truncus—that when the spiral valve is in its normal position—that is, the position in which there is least pressure exerted on it—and this is when the pressure is greatest in the Synangium, and therefore lower in the Pylangium, the interlocking apparatus is closed, the papilla on the Pylangial wall fitting closely into the depression on the spiral valve. In this position the spiral valve would direct the impure blood, entering first on the Ventricular Systole to the left, and so on up to the Pulmo-cutaneous arch, where the pressure is lowest, the preceding systole having forced the blood on to the lungs. When the Pylangium is full, and the pressure becomes greater than that above in the Synangium, the blood forces up the Synangial valves, and these, being fused with the spiral valve, pull the fold over to the left, thereby opening the interlocking apparatus, and the blood rushes towards the Systemic and Carotid area, there being now less pressure than in the Pulmo-cutaneous entrance.

#### CYSTIGNATHIDAE.

##### 1. *Limnodynastes dorsalis*. (Plate XXXVIII., Figs. 9-10.)

In *Limnodynastes dorsalis* there are two very distinct synangial valves (Fig. 9 v<sup>1</sup>v<sup>2</sup>). The valve attached to the left side of the Truncus is large, semi-lunar, and definite, and that further to the right is smaller, its right hand end fusing with the anterior end of the spiral valve. Both valves have their cups

directed inwards towards the cavity of the Pylangium guarding the entrance to the pulmo-cutaneous arch, as is the case in all other genera I have worked in the Australian frogs.

The Pylangial valves (Fig. 10 v<sup>1</sup>v<sup>2</sup>) are characterised by the presence of two distinct papilla-like structures (Fig. 10 p.p<sup>1</sup>), one at the dorsal, and one at the ventral junction of their lips.

The interlocking apparatus is represented in this genus by a somewhat thicker attachment of the spiral valve to the dorsal wall, the ventral surface of which is slightly rounded, so as to fit into the curve of the spiral valve on the right side when that structure swings over from the left.

The fold itself is much less definitely spiral than that of other genera. The edges are very blunt, and the main part much thicker than in the case in *Hyla*. The carotid papilla also is less well defined than in the other Australian genera worked.

## 2. *Helicoporus pictus*. (Plate XXXVIII., Fig. 12.)

In *Helicoporus pictus* the edges of the spiral valve are sharply marked and definite, and there is a decided right to left spiral twist. The Pylangial valves are two in number, with a small papilla on the dorsal wall of the opening, and a less well-defined and smaller one on the ventral.

Two synangial (Fig. 12 v<sup>1</sup>) valves are present, each of a very indistinct transparent and membranous appearance, and each of approximately the same size. The right one is attached at the right side to the anterior end of the spiral valve, at its ventral margin, and the other end is fused with the left hand valve just above the opening to the Pulmo-cutaneous arch.

The interlocking apparatus is most indefinite in this genus, being represented by a slight indentation on the fold and a very slight thickening of the wall opposite it, much as in *Lymnodynastes dorsalis*.

## 3. *Chiroleptes alboguttatus*. (Plate XXXIX., Fig. 14.)

In this genus the carotid papilla (car.) is very marked. The spiral valve is not at all well developed, there being very little spiral twist present.

70

The interlocking apparatus is faintly marked, the papilla-like structure on the wall of the Truncus being the only indication of it. There is one very definite synangial valve on the left lateral, and ventral side (Fig. 14 v.<sup>1</sup>), and a narrow flap of skin fused to the top of the spiral fold on the right and attached across the dorsal side of the Truncus just above the opening of the Pulmo-cutaneous arch. (Fig. 14 v.<sup>2</sup>) The semilunar valves are placed laterally, without any dorsal and ventral papillae. Taken altogether, this genus appears to be further from the usual structure of the Truncus than any of the so far worked families or genera.

#### BUFONIDAE.

##### 1. *Notaden bennetti*. (Plate XXXIX., Fig. 15.)

The spiral fold is here most definitely curved, and has a thick, coarse edge.

The interlocking apparatus is represented by a very faint papilla on the wall of the Truncus, opposite the top curve of the spiral fold, into which it presumably fits, instead of having a separate indentation as in other genera.

The synangial valves (Fig. 15 v<sup>1</sup>v<sup>2</sup>) are two in number, both approximately of the same size. The right end of the right valve being, as usual, fused to the spiral fold, and attached at its left end to the spot from which the left valve springs. The spot at which the right and left valves join each other is immediately above the opening of the Pulmo-cutaneous arch.

The Carotid papilla is very marked, and relatively large. The semilunar pylangial valves (Fig. 16 v<sup>1</sup>v<sup>2</sup>) are closely opposed when shut, there being no papillae on the dorsal and ventral sides.

In a longitudinal horizontal section (Fig. 17), the very distinctly spiral form of the spiral fold will be clearly seen.

##### 2. *Pseudophryne semimarmorata*.

This genus is too small for dissection, so the structure can only be arrived at by means of sections.

There are apparently two synangial valves (Fig. 18 v<sup>1</sup>v<sup>2</sup>), much the same as in other genera, and the spiral valve seems



to be less curved than is usually met with in the other Australian frogs so far investigated.

The carotid papilla is present, but does not appear to be exceptionally large.

#### SUMMARY OF RESULTS.

The Truncus Arteriosus is divided into two distinct portions—the proximal Pylangium, between which and the Ventricle are the Pylangial valves, and the distal portion or Synangium, separated from the Pylangium also by valves. It is chiefly with these valves and associated structures that this paper deals. Various authors (see Table) have worked out these valves in *Rana*, and the result has been such that a marked discrepancy is apparent. Also there appears to be some doubt as to the relative position of the Synangial valves and the Pulmo-cutaneous opening. Some authorities depict the Pulmo-cutaneous opening in the Synangium, and the cups of the valves facing anteriorly; some place it in the Pylangium, with the cups of the valves facing posteriorly. As these two positions would necessarily give totally different methods of the blood flow through the Truncus, it is of importance to ascertain the positive position of these parts.

In the Australian frogs worked there is a constant number of Pylangial valves (2), and also of Synangial valves (2), the structure and development in the different genera only being subject to variation. In every individual investigated, the Pulmo-cutaneous arch has opened from the Pylangium, and has been guarded by the Synangial valves which face posteriorly, towards the cavity of the Pylangium. This position of the Pulmo-cutaneous arch in relation to the Syangial valves, together with the interlocking structure, suggests the above-mentioned theory of the blood flow through the truncus.

In the following table the number and importance of Pylangial and Synangial valves is indicated, together with the position of the Pulmo-cutaneous aperture in the specimens examined.

Family	Genus and sp.	Pylangial Valves	Synangial Valves	Aperture of P.C.
Hylidae	<i>Hyla aurea</i>	2	1 + small $\frac{1}{2}$ valve	Pylangium
Cystignathidae	<i>Limnodynastes dorsalis</i>	2, with distinct papillae	2	Pylangium
	<i>Heleioporus pictus</i>	2, with small papillae	2	Pylangium
	<i>Chiroleptes alboguttatus</i>	2	1 distinct and 1 poorly developed	Pylangium
Bufonidae	<i>Notaden bennetti</i>	2, with no papillae	2	Pylangium
	<i>Pseudophryne semimarmorata</i>		2	

## LIST OF WORKS REFERRED TO.

- A. Milner Marshall.—“The Frog,” 8th ed., 1902.  
 Howes.—“Atlas of Practical Vertebrate Zootomy,” ed. 1902, plate II.  
 Sedgwick.—“Student’s Text Book of Zoology,” p. 282.  
 Bourne.—“Comparative Anatomy of Animals.”  
 Holmes.—“Biology of the Frog,” p. 266.  
 Thomson.—“Outline of Zoology,” p. 571.  
 Parker and Haswell.—Vol. II. “Text Book of Biology,” p. 259.  
 Parker and Parker.—“Practical Zoology,” p. 87.  
 Chalmers Mitchell.—“Outlines of Biology,” p. 251.  
 Rolleston.—“Forms of Animal Life,” ed. by Jackson, p. 76.  
 Ecker.—“Anatomy of the Frog,” ed. George Haslam, 1888.

## EXPLANATION OF PLATES.

## List of abbreviations used.

- P = Pylangium.  
 S = Synangium.  
 Car = Carotid Papilla.

- V<sup>1</sup> = first valve.  
V<sup>2</sup> = second valve.  
p = papilla on wall of Pylangium.  
d = depression on spiral fold opposite p.  
p<sup>1</sup> = papilla at Pylangial valves.

PLATE XXXVII.

- Fig. I.—Heart of *Hyla aurea*, showing no outward line of demarcation between the Pylangium and Synangium.  
Fig. II.—Heart of *Limnodynastes dorsalis*, showing distinct outward line of demarcation between Pylangium and Synangium.  
Fig. III.—Drawing of a dissection of the Truncus Arteriosus of *Hyla aurea*, seen from ventral surface.  
Fig. IV.—The posterior end of the Truncus Arteriosus of *Hyla aurea*, showing the Pylangial valves.  
Fig. V.—Truncus Arteriosus of *Hyla aurea*, showing the interlocking apparatus open.  
Fig. VI.—Truncus Arteriosus of *Hyla aurea*, dissected from the ventral aspect, showing the interlocking apparatus shut.

PLATE XXXVIII.

- Fig. VII.—Longitudinal horizontal section of *Hyla aurea*, to show the Synangial valves.  
Fig. VIII.—Longitudinal horizontal section of *Hyla aurea* heart, to show Pylangial valves.  
Fig. IX.—Truncus Arteriosus of *Limnodynastes dorsalis*, to show Synangial valves.  
Fig. X.—Truncus Arteriosus of *Limnodynastes dorsalis*, to show Pylangial valves.  
Fig. XI.—Longitudinal Horizontal section of Truncus Arteriosus of *Limnodynastes dorsalis*, to show the Synangial valves.  
Fig. XII.—Truncus Arteriosus of *Heleiporus pictus*, to show Synangial valves.

## PLATE XXXIX.

- Fig. XIII.—Compiled longitudinal horizontal section of *Heleiporus pictus*, to show Synangial valves.
- Fig. XIV.—Truncus Arteriosus of *Chiroleptes alboguttatus*, to show Synangial valves.
- Fig. XV.—Truncus Arteriosus of *Notaden bennetti*, to show Synangial valves.
- Fig. XVI.—Truncus Arteriosus of *Notaden bennetti*, to show Pylangial valves.
- Fig. XVII.—Longitudinal horizontal section of Truncus Arteriosus of *Notaden bennetti*, to show Synangial valves.
- Fig. XVIII.—Longitudinal horizontal section of Truncus Arteriosus of *Pseudophryne semimarmorata* to show Synangial valves.

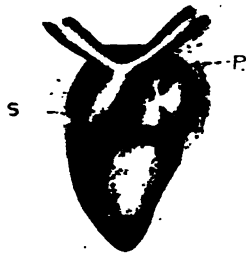


Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4

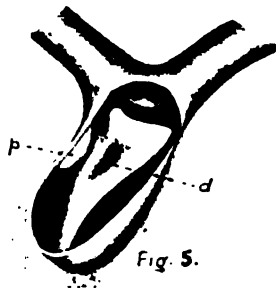


Fig. 5.

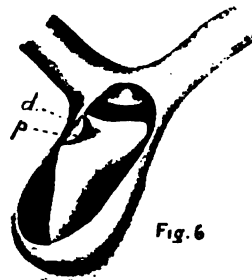
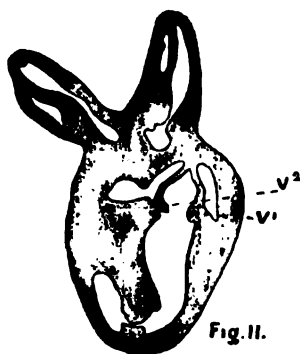
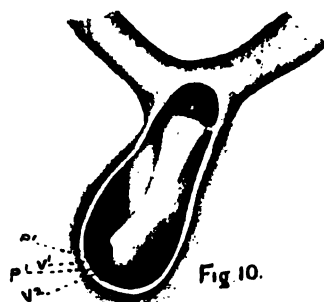
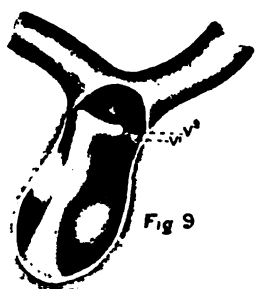
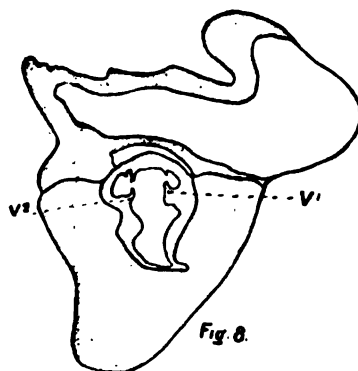
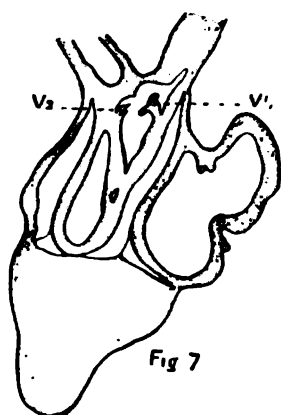


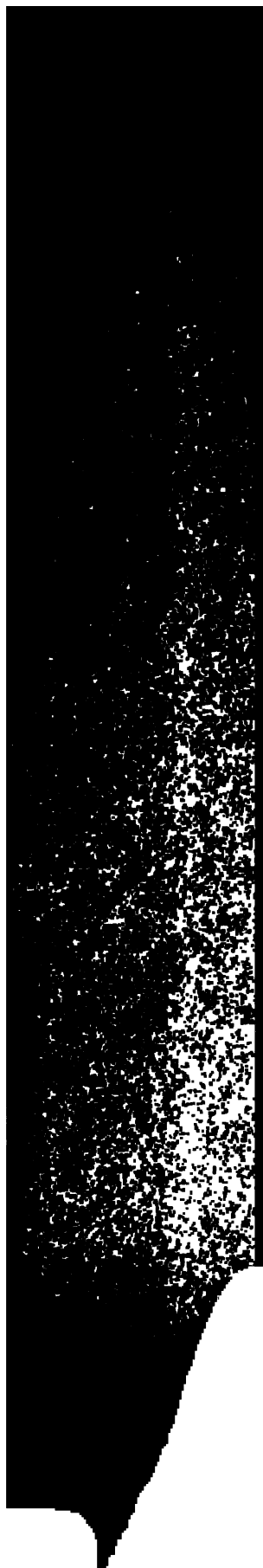
Fig. 6

[REDACTED]

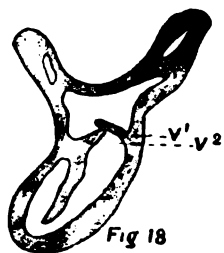
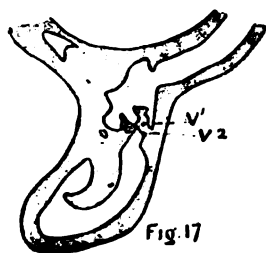
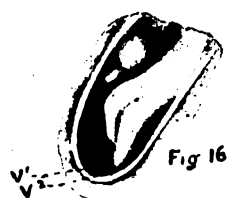
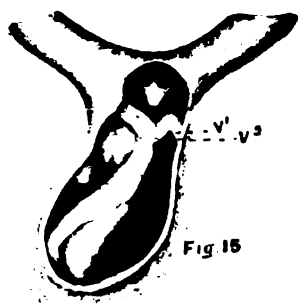
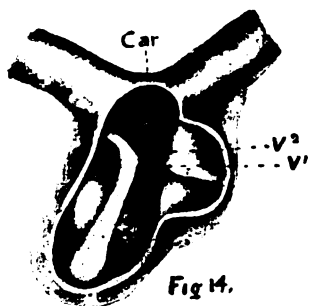
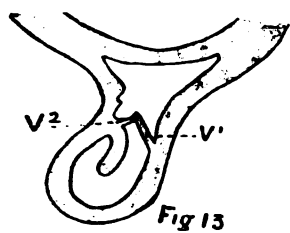
[REDACTED]



90



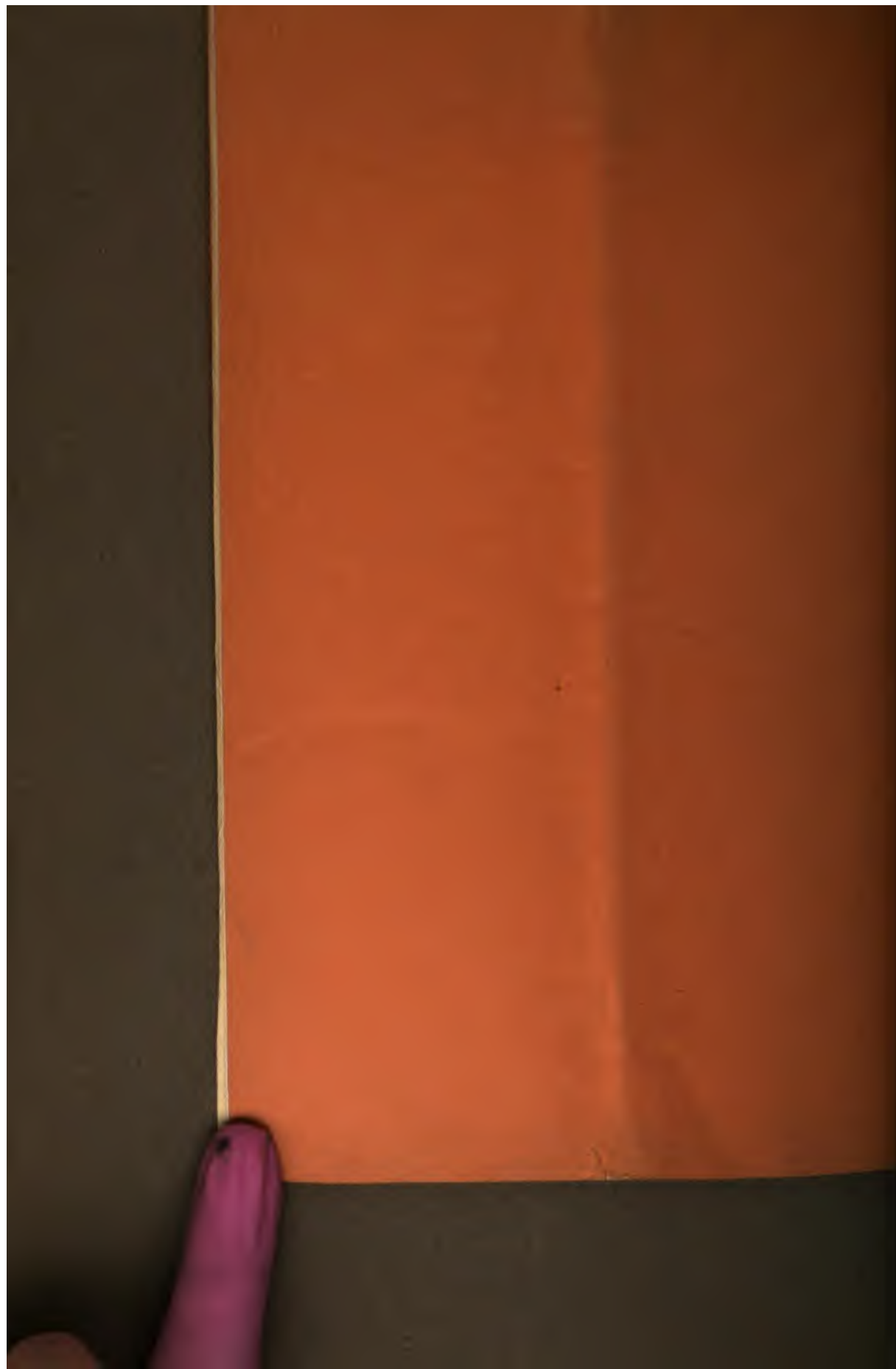






20





135

# **On the Origin of Lymphatics in Bufo**

---

**OTTO FREDERIC KAMPMEIER**

**From the Anatomical Laboratories, School of Medicine,  
University of Pittsburgh**

---

**Reprinted from THE AMERICAN JOURNAL OF ANATOMY,  
Vol. 17, No. 2, January, 1915**

gathered in the marshes of the Isar near Munich and prepared in Professor Rückert's laboratory at the Anatomical Institute. The specific descriptions in the following pages are based entirely upon the specimens secured in Europe and, strictly speaking, pertain only to them. The serial sections of the native toad were not used extensively because they were prepared first, that is, at a time when the writer's practice in making perfect series of yolk-laden Amphibian larvae was still in its trial and error phase. Such experimentation, particularly in regard to fixation, embedding and sectioning, was conducive of better results with the second batch of specimens, which were procured last spring<sup>2</sup> while the writer was engaged in study abroad. Mention of the methods of technic as well as a review of the work of other investigators relating to the formation and growth of lymphatics in Amphibia will be reserved for the later article. Bufo embryos were chosen in preference to frog embryos because their mesenchyme appears less scanty and less loose in texture, a condition which it was supposed might prove helpful in distinguishing between lymphatic anlagen and tissue spaces. Nevertheless, it will become evident presently that such a precaution was needless.

At the beginning of the inquiry the gaining of exact special information was beset with what at first seemed a very disconcerting obstacle, namely, the enormous number of yolk spherules which are closely massed in all tissues of the young larvae and cover and obscure everything except darkly staining cell nuclei. The effort required to follow the development of such material with some degree of accuracy exceeds the ingenuity and patience expended in the preparation of satisfactory serial sections. Many details of the earliest genetic changes cannot be followed with certainty until much of the yolk has vanished. But in this respect a comparison of young and somewhat older stages will yield the important fact that the yolk does not disappear uniformly from the embryonic body. In other words, the period in which the yolk substance is lost is different for the various

<sup>2</sup> April and May, 1913. The manuscript was completed in the spring of 1914.

tissues. Of course this does not necessarily imply that certain tissues are more active than others and use up the stored nutritive supply more rapidly. On the contrary, some may be more richly supplied at the outset. Thus organs derived directly from entoderm retain traces of yolk much longer than others. These considerations suddenly led to the inspiration that the presence of yolk might after all prove to be an advantage since it might point out the relationship of lymphatic endothelium. Such a natural and simple factor, if found and capable of being utilized as an instrument of proof, would carry far more weight than any possible evidence obtained by the use of special staining processes, injections, or other artificial procedure. A critical study of the behavior of the several tissues in this respect has convinced the writer of the soundness of this principle. Referring especially to the head region, which in vertebrate embryos is ever in advance of other parts of the organism in degree of development, it was observed that the mesenchymal cells dispose of their yolk content much earlier than do blood corpuscles and vascular endothelia, both haemal and lymphatic. To be more specific, in 6 and 7 mm. embryos of the European common toad the cephalic mesenchyme is virtually destitute of yolk, while the lining of the lymphatic Anlagen contains large globules even in specimens measuring 9 mm. in length. To the author's mind these facts indicate fundamental differences between the two tissues and show that in Amphibia, at least, the lymphatic intima arises not by direct differentiation of mesenchymal elements. The idea of similarity of origin but diversity due to function cannot be urged against this argument, for at the time when the yolk-filled rudiments of the large cranial lymph channels appear the embryonic connective tissue of the same region has lost most of its yolk granules.

Before entering into an interpretation of the appended figures illustrating the source of certain lymph vessels, a brief description of a later embryonic phase, when an effective system of lymphatics is already in existence, is essential to the proper understanding of the narrative. This can best be done by referring the reader to Hoyer's figure 417 in the seventh edition of Wieder-

scheim's "Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere," original article which depicts such a condition in a frog. An enormous lymph sinus, probably tantamount to the cephalic subcutaneous sacs of the adult, is seen to occupy entirely the ventral and lateral territory of the head. Beside this reservoir passes backward as a short slender duct which opens into the anterior lymph heart, situated in the region of the fore-limb bud. A second set of vessels, draining the ventral portions of the body, unite cranially to form a single trunk which communicates with the duct coming from the head at the point of entrance into the lymph heart. Besides the chief vessels, numerous smaller subsidiary channels and branches spring from them; but these will not be considered in this paper and may therefore be disregarded.

The inception of the large ventral cephalic lymph sinus will be discussed fully, for in the writer's opinion it offers a clear case of the derivation of lymphatic endothelium from the lining of blood vascular channels. This lymph vessel was an especially favorable object for study not only on account of its size, but because it originates in the immediate vicinity of the heart located in a broad uninterrupted expanse of mesenchyme which is loosely woven yet sufficiently abundant in number to facilitate an examination and comparison of the relations of these structures during the formation of it. Figure 1, for the purpose of orientation, represents a cross-section of the head of an 11 mm. embryo and illustrates the situation of the reservoir (*l.*) relative to other organs. The position of the external jugulars (*j.d.* and *j.s.*)<sup>3</sup> should be carefully noted. The five succeeding plates portray events that take place immediately around these veins. Beginning with the stage of the almost completed lymph sinus, the territory ventral to the mouth cavity (*m.c.*) in consecutively younger embryos was studied with the oil immersion lens. The important revelations were set forth in the camera lucida sketches reproduced on plates 2 to 5 inclusive. To duplicate as nearly as is feasible the conditions in which the data were obtained, the descriptions commence

<sup>3</sup> Goette called the external jugular (Gruby and Ecker) the inferior



that of a fairly definitive stage in the organization of the sinus and then treat of progressively earlier conditions, which may subsequently be summarized in a more logical manner.

In figure 1 the ventral cephalic lymph sinus (*l.*) of an 11 mm. embryo is shown in section as a wide clear chamber, the periphery of which is sharply defined and the cavity is not interrupted by partitions. Disregarding the disparity in magnifications, with it should be compared the one represented in figure 13, from a 9 mm. embryo, where it (*l.*) is seen to be less broad dorso-ventrally and to be crossed wholly or part way by tissue strands (*t.* and *s.*). Imagined in its entirety, these trabeculae are very numerous and exhibit several variations. Some are proportionately thick (*t.*, figs. 13 and 14) and are composed of a core of mesenchyme (*m.*) covered with endothelium; others are more tenuous, barely stretching across the lumen; and still others exist as spurs (*s.*) of varying lengths which project into it from the surface. Furthermore, there are scattered freely throughout the cavity small clumps of lightly staining debris (*d.*) whose appearance would suggest their being cellular shreds or fragments of former trabeculae or partitions, which had perchance become separated from the walls of the sinus during its formation. Such an explanation presents itself as the most credible one. Pictured in figure 14 individual yolk spherules are conspicuous here and there in the endothelial cytoplasm generally in the neighborhood of a nucleus. At this stage the lining cells also possess all of the intrinsic qualities of typical endothelia and accordingly it is an easy matter to distinguish them from the stellate mesenchymal cells.

Figure 12 delineates a little more than the right half of a section through the sinus (*l.*) in an 8 mm. embryo and plainly indicates its plexiform character at this period. This is confirmed by an enlarged graphic reconstruction<sup>4</sup> which shows it to be a network of interanastomosing vessels arranged one layer deep in a slightly curved plane, and which, viewed from the ventral surface, brings to mind a coarsely and irregularly meshed sieve. Followed

<sup>4</sup> Wax models and graphic reconstructions of crucial stages in the development of the lymph hearts, ducts and sinuses of the toad will be pictured in the later contribution.

throughout its total extent, the sinus is found to be nowhere in connection with the veins, although it closely approaches the external jugular of each side at its extreme anterior limit; nor has it as yet established junction with the lymph hearts.

Plate 4 is representative of conditions observed in a 7 mm. embryo. The upper sketch, figure 10, drawn from a section of the region eventually occupied by the completed sinus, shows this vessel as a double or bilateral rudiment (*l.*) which does not communicate from side to side, but each half is isolated from the other and consists of several individual anlagen which are developed ventro-laterally of the external jugulars (*j.d.* and *j.s.*). In the lower picture, figure 11, is sketched a highly magnified area on the left including the vein (*j.d.*) and three lymphatic anlagen (*l.*, *l.*) in cross section. One of these is solid, being laden with yolk globules, and the larger two are hollow but possess walls which are dense and firm. With reference to yolk content, the drawing, a faithful copy of the actual state of affairs, impresses the distinction between mesenchyme and lymphatics so forcibly that further words to the same effect are superfluous. Indeed, there are occasional mesenchymal elements which do contain yolk, but then it is usually in the form of minute granules and is distributed thinly in the protoplasm. Other distinguishing marks are not so apparent. In all probability the lymphatic endothelial nuclei are on the whole somewhat smaller and more compact than those of the connective tissue at this relatively late stage, but manifold exceptions are encountered among them and consequently the observer would hesitate to emphasize such a difference unduly.

Turning to the next previous stages, 6 and 5 mm. embryos, more interesting phenomena were witnessed, which are in part reproduced on plates 3 and 2. Figure 7 was drawn from a transverse section of a 6 mm. specimen to exhibit the features in the environment of the left external jugular (*j.s.*). At this level the larger one of the two sinus anlagen (*l.*) contains a small slit-like lumen, the confines of which are thick and are packed with yolk spherules. This lymphatic followed from end to end was discovered to be applied to the lining of the vein at its ante-

rior extremity and then to accompany the vein back a considerable distance, sometimes lying hard against it, at other times slightly aloof from it, as displayed in the sketch, and finally becoming a solid attenuated cell cord that ends freely in the mesenchyme. The smaller sinus anlage, shown in the same sketch (fig. 7), stands in similar relations to the vein, but it is less extensive than the other, less wide in diameter and discloses fewer vacuoles. The two anlagen are strictly independent of one another. Beyond their terminations several shorter anlagen are met with which are essentially like those described.

A circumscribed area on the right side of another 6 mm. larvae is portrayed in the second drawing, figure 8. Medially a sinus rudiment (*l.1.*) is inseparably attached to the intima of the external jugular (*j.d.*); at least no visible boundary line can be detected between the adjoining walls of the two structures. Moreover, the lumen of the lymphatic is bisected by a thin cytoplasmic filament which passes from the inner combined venous and lymphatic wall to the free outer wall. After extending through a number of sections in this manner, the anlage becomes detached from the vein and pursues its way parallel to it alone through the mesenchyme until it bends downward and comes in touch with another lymphatic undergoing development on the ventral side of the vein. This is clearly set forth in figure 9, where the anlage labelled *l.3* is approximated by anlage *l.1*, which is identical with or, more correctly stated, a continuation of the one (*l.1*) situated on the dextral wall of the blood channel in figure 8. Eight sections, each 6 micra in thickness, intervene between the two levels. The reader perceives that the lymphatic rudiment (*l.1*) not only severs connection with the vein in this short stretch, but it becomes broader and at the hinder level (fig. 9) lacks a lumen in consequence of the large yolk corpuscles that crowd every available nook and corner in it. This condition is true of the greater part of its course. The rudiment *l.3* (fig. 9) is of brief length, appears behind the level represented in figure 8 and possesses a large cavity proportionately, which, separated from that of the bloodvessel (*j.d.*) merely by a thin partition, resembles strikingly the extra-intimal spaces existing

in mammalian embryos of certain ages. Another anlage (*l.2*, fig. 8) begins anteriorly as a distinct thickening of the lining of the external jugular (*j.d.*), but after two or three sections it breaks loose from the vein and proceeds posteriorly as a compact yolk-stuffed endothelial column (*l.2*, fig. 9) surrounded by mesenchymal cells. Slightly farther back the same anlage has acquired a lumen. After a variable course, in which it lies occasionally against the venous intima and now and then buds collateral sprouts, it terminates near the posterior niveau of the thyroid anlage, just in front of the heart.

The earliest initial stages in the genesis of the ventral cephalic lymph sinus occur in 5 mm. embryos. The sketches on plate 2 illustrating its inception are representative of the phases observed. Figures 2, 3 and 4 must be considered together since they treat of the same anlage the origin and character of which they plainly depict. In figure 2<sup>6</sup> attention should first be directed to the endothelium of the external jugular (*j.s.*) which is very undulating and nodular, each node or protuberance consisting of a cell and a cluster of yolk corpuscles. Then, one cannot but be impressed by the knoblike appendage (*l.*) which protrudes from the ventral venous wall into the open tissue reticulum. This endothelial projection is the anterior end of a developing lymphatic channel and, as the figure suggests, arises indisputably by proliferation from the lining of the bloodvessel. Its nucleus in the section (fig. 2) does not differ materially from mesenchymal nuclei except for the depressions in its contour which are caused by the crowding of the yolk bodies against it. A large typical stellate tissue cell is shown in the lower left corner of the picture (fig. 2). Like a number of such cells, its protoplasm at this stage incloses a few scattered yolk granules. Figure 3 represents the next successive section in which the lymphatic anlage (*l.*) is joined to the vein (*j.s.*) solely by delicate cytoplasmic threads.

<sup>6</sup> Near the left hand margin of figure 2, the lumen of the external jugular appears to be crossed by an endothelial partition. But this is not the fact. The sketch is of a section taken immediately behind the level in which a medial branch leaves the vein at a very acute angle. Hence the strand of endothelium represents the point at which the walls of trunk and tributary meet, and the two cavities are the lumina of these vessels respectively.

Three sections back, the diameter of the external jugular (*j.s.*, fig. 4) has markedly contracted while that of the incipient lymph channel has increased. This rudiment is solid from end to end, being stuffed with yolk, which attribute sharply demarcates it from the embryonic connective tissue. To repeat what has been said but a moment ago, the visible differences between lymphatic endothelial nuclei and mesenchymal nuclei are too trivial at this early genetic period to warrant our emphasizing them as positive differential characteristics.

One of the earliest sinus anlagen observed by the writer is shown in section in figures 5 and 6. It is of very brief extent, being only as long as the total thickness of four or five sections. In the first (fig. 5) of these two sketches it appears as a compact protuberance (*l.*) on the intima of the right external jugular (*j.d.*). The structure labelled *b.c.* in the same drawing and which at first glance might be mistaken for another initial lymphatic is a blood cell closely pressed against the lining of the vein. In very young toad larvae blood cells like vascular walls are abundantly supplied with yolk. Overlooking one section we come to figure 6. Here two features should be noted in particular: firstly, the blind slit-like space within the lymphatic anlage, and secondly, the appearance of a boundary between anlage and vein which however is still imperfect since the line of division extends only partway. The cavity of the anlage is not in connection with that of the vein.

From the data so clearly displayed in the camera lucida sketches reinforced by much similar evidence at the writer's command, the following generalization or coherent account of the genesis of the ventral cephalic lymph sinus can be constructed. In 5 mm. embryos, a stage in which the mesenchyme and the vascular endothelia of the head already differ to a noteworthy degree in the fact that the former is more meagerly furnished with yolk, knot-like thickenings occur at unequal intervals on the lining of the external jugular veins in the direction of their long axis. These thickenings, potentially lymphatics, are few in number and arise unquestionably as proliferations of the venous intimal cells and like them are provided with many yolk spherules which are

confluent. Others continue to grow medially until they meet those coming from the opposite side. In this manner a very complicated plexus of interanastomosing lymph vessels is established in the ventral territory of the head. This plexus, as reconstructions of it show, is remarkable for its regularity and symmetry, roughly suggesting the form and extent of the finished lymph reservoir. Such a phase has been reached in the younger 8 mm. embryos. The channels constantly distend and in effect the walls of adjacent ones are rapidly approximated so that the mesenchyme filling the meshes of the lymphatic network is diminished in amount. In older 8 mm. embryos the sides of contiguous vessels have met and begin to break down and disappear at the place of coincidence; in this way the plexiform character of the developing sinus is progressively obliterated. Transverse sections at this stage show many mesenchymal and endothelial strands and partitions crossing the cavity of the sinus dorso-ventrally and giving to it a multi-locular appearance, which compares favorably with a similar transient phase in the embryonic history of the thoracic duct in the pig. Such trabeculae are still conspicuous in 9 mm. specimens, but later these last vestiges of boundaries between originally independent channels vanish and leave the sinus a vast uninterrupted lymph chamber.

During these genetic processes, the yolk content of the lymphatic anlagen has suffered marked diminution, and coexistent with this change the intimal cell has passed through a gradual metamorphosis from the stage of an undifferentiated generalized cell to that of a specialized endothelial-like cell. In 10 mm. larvae a casual yolk spherule may still be found in the confines of the sinus, and the lining cells have assumed the features typical of all well-formed endothelia. From now on the prime alteration which the lymph sinus undergoes is the establishment of continuity between it and the other components of the lymphatic channel system; other minor changes are chiefly in the nature of growth. But such considerations are beyond the scope and purpose of this paper, and a discussion of them will be postponed until a later date.

To forestall the criticism of insufficient data, a few typical and decisive stages in the genesis of two other lymphatic vessels will be briefly detailed. These stages shall primarily show the occurrence of discontinuity in a developing lymph duct just as the developing sinus has shown in the first instance the origin of its endothelium from venous intima. The channels to be considered are the lymph ducts situated laterally, a pair on each side, and extended through the entire length of tail and trunk to open into the anterior lymph hearts (*cf.* Hoyer's fig. 417, 7th edition, Wiedersheim's "Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere"). For a more precise conception of their place in the anatomy of the embryo the reader is directed to figure 15, which pictures a little more than the sinistro-dorsal quarter of a section through the mid-trunk region of a 9 mm. embryo. The lymph ducts, *l.s.* and *l.i.*, are seen to be located between epidermis and myotome (*m.s.*), the first (*l.s.*) near the superior or dorsal border of this structure, and the second (*l.i.*) near the inferior or ventral border. To make more comprehensive the succeeding sketches, the relative position and direction of two or three neighboring organs should be pointed out. The Wolffian or pronephric duct (*w.*) is intercalated between the lower margin of the muscle segment and the dorsal peritoneum or roof of the coelom. Along its free walls run two veins which in reality are the medial and lateral divisions of but one, the postcardinal. Regarded in their longitudinal aspect, the postcardinal divisions are bound together by numerous cross-anastomoses, which pass over and under the pronephric duct at unequal but frequent intervals and hence produce a cylindrical vascular network which closely invests this duct.\* The postcardinal vein of each side also give off in regular sequence the intersegmental veins (*i.v.*), every one of which supplies chiefly a myotome.

\* According to Goette ('75) the postcardinal veins in *Anura* lie medial to the pronephric ducts. But the writer can not subscribe to this statement unconditionally, for it was observed in young toad embryos that the postcardinals resemble more nearly those of *Urodeles* (Hochstetter) where they surround the pronephric ducts as vascular sheaths. It is true, the portion of the cylindrical postcardinal network lying medially in *Bufo* is on the whole larger and doubtlessly constitutes the main channel. But this channel and the portion of the postcardinal

In 6 and 7 mm. larvae, the collateral tributaries of consecutive intersegmental veins tend to anastomose with one another and give rise to a longitudinal channel near the upper border of the muscle somites. It is along this vessel that the dorsal or superior lateral lymph duct originates. It is formed by the fusion of several discontinuous anlagen which evidently are engendered by the attendant vein. Figures 16 to 25 inclusive, drawn from sections of a 6 mm. embryo, reveal in detail the character of such an anlage situated in the posterior half of the trunk, thus far removed from the anterior lymph heart. A comparison of these sketches with figure 15 will show that topographically this rudiment lies in the pathway ultimately occupied by the completed duct. It begins blindly and it ends blindly. It is relatively long, extending through forty-six sections. It is closely applied to the venous wall throughout by far the major part of its course. In figure 16 its anterior tip (*l.*) is indicated some distance dorsad of the intersegmental vein (*i.v.*), but seven sections distally the vein has approached the lymphatic (*l.*, fig. 17) by bending upward and backward. After two additional sections the vessels are in contact (fig. 18), and it is impossible to discern a boundary line between their adjoining walls. During the remainder of its course the lymphatic anlage remains attached to the venous intima. Four sections back of the level represented in figure 18, it (*l.*, fig. 19) appears on the side of the vein (*i.v.*) as a lump solidly packed with yolk spheres, and as such it continues for five or six sections. In figure 20 the lumen of the anlage (*l.*) is bisected by a broad protoplasmic partition containing a nucleus and a yolk corpuscle. In the ten following sections, one of which is illustrated in figure 21, a similar condition prevails. Passing over fourteen further sections, we meet with a sprout (fig. 22) which is given off dorsally by the lymphatic anlage (*l.*), but

complex situated laterally are not straight uniform longitudinal channels throughout their course, since either one at times bends around the pronephric duct, fuses with the other on the opposite side for a short distance, then again becomes independent and resumes its former position. Thus the separation of the post-cardinal vein into a medial and a lateral division is a more or less arbitrary one, here instituted for the sake of convenience and clearness in the descriptions.



strangely enough it squeezes between vein (*i.v.*) and myotome (*m.s.*). Three sections caudad an endothelial nucleus curiously protrudes into the lumen of the lymphatic (fig. 23). Seven sections beyond this level the anlage has become compressed and in transverse section appears as a crescent shaped cavity (*l.*, fig. 24) clinging to the venous lining. Three additional sections bring us just beyond its end (fig. 25); in fact, it terminates at the large endothelial nucleus on the ventral venous wall. In this (fig. 25) and the following levels there is no indication of the lymphatic anlage. Between it and the anterior lymph sac one hundred and sixty sections intervene, but in this interval two similar anlagen occur which, however, are of much shorter length.

In another younger 6 mm. embryo the longitudinal venous channel of the same locality, in which the anlage just discussed has its being, pursues its way alone and without a dependent structure adhering to its walls, save for a distance of three sections where a small lymphatic rudiment (*l.*) is intimately associated with it (*i.v.*), as indicated in the sketch, figure 26. Its appearance brings to mind some of the initial rudiments of the cephalic lymph sinus, for instance, one (*l.3*) shown in figure 9.

In the foregoing description of two genetic stages of the superior lateral lymph duct no mention was made of the mesenchyme. It requires but cursory notice, for in the youngest toad larvae it is extremely sparse between trunk myotomes and epidermis; only after the larvae have attained the length of 8 mm. does the territory between these two structures expand and the mesenchyme invade it more plentifully. On the other hand, in the area in which the formation of the inferior lateral lymph duct takes place, that is lateral to the Wolffian duct and the post-cardinal, the mesenchyme is considerable even in 6 and 7 mm. embryos. Moreover, it loses its yolk content much later than does that in the head; yolk bodies may be found in its cells long after the rudiments of the lymphatic duct had their inception. Thus it is evident that, though the trunk mesenchyme proportionately contains less yolk than do the endothelia, the presence or absence of this substance can not strictly be used as a differential character in the development of the lymph duct

rudiments in the trunk region. It is clear also that were the cephalic mesenchyme more amply furnished with yolk from the start and would lose it more tardily, the discovery of the fundamental moment in lymphatic development in toad embryos would have been by far more difficult and tedious and the evidence less striking. Yet the judicious reader cannot contend for the direct mesenchymal origin of the lateral lymph ducts of the trunk after he has carefully inspected the figures illustrating their anlagen; nor can he, though this remark be irrelevant at this point, conscientiously claim for them continuity in development.

The genesis of the inferior lateral lymph duct accompanying the postcardinal vein (cf. fig. 15) evinces the actuality of discontinuity in a large developing lymphatic vessel probably more forcibly than does the genesis of the two vessels already considered. Figure 27 was drawn from a section of a 6 mm. embryo through the posterior portion of the anterior lymph heart. From the ventro-lateral aspect of the heart (*l.h.*) a vessel (*l.*), the foremost anlage of the lymph duct, is given off which at first turns downward between pronephric duct (*w.*) and epidermis (*ep.*) and then backward. After continuing in this direction for eight sections, it ends blindly, the termination being shown in figure 28 (*l.*). Between this and the anterior limit of the next succeeding anlage there is an interval of twenty-five sections in which lymphatic rudiments or anything resembling them are absent, at least are not in evidence. The territory between pronephric duct, lateral postcardinal division and epidermis is in possession of apparently only mesenchymal cells as pictured in the sketched section, figure 29, which typifies the character of this region. After such an interval the blunt tip of a discrete endothelial-lined space suddenly springs into view (*l.*, fig. 30). The next section (fig. 31) reveals plainly other salient features of this rudiment (*l.*). It composes a well-defined and closed cavity, the confines of which are strong and firm, and like those of the vein (*p.l.*) contain many yolk globules; in brief, there is no feature, except perhaps its large rotund nuclei, which could cause it to be confused with the mesenchyme. But the nuclei do not offer a serious hazard in the matter, for we have seen that the nuclei of the initial lymph

sinus anlagen, as well, resemble mesenchymal nuclei indistinguishably. What lends interest to the case is that the anlage is exceedingly short, being limited to six sections, though its caliber is proportionately broad. It ends as suddenly as it begins (compare figs. 32 and 33 with 30). In its abrupt course it lies adjacent to the vein (*p.l.*), and at its posterior end (*l.*, figs. 32 and 33) the two vessels are in contact but their lumina do not communicate. Proceeding distally from this level, nothing is encountered which might suggest a lymphatic anlage until twenty-eight sections have been passed over, where another similar endothelial-lined space exists in a similar position.

Figures 34 and 35 illustrate a rudiment of the inferior lateral lymph duct on the right side of another 6 mm. embryo. More than fifty sections intervene between the anterior lymph heart and the blind anlage (*l.*) pictured here. In all notable qualities it is like the anlage described and figured last, except that it is longer, extending through eighteen sections, and is larger in circumference (fig. 34). Near its posterior limit it becomes much compressed and flattened out against the venous intima to which it is apparently firmly adherent (*l.*, fig. 35). The terminal portion, however, is not attached to the vein (*p.l.*) but lies slightly removed in the mesenchyme.

The discontinuous anlagen described above are not isolated cases: several such anlagen may be found in all 6 and 7 mm. toad larvae, which are the critical genetic stages of the lateral lymph ducts. In older 7 mm. larvae these discrete lymph vessel rudiments have elongated and by further increment and by coalescence are creating continuous channels. Yet it is exceedingly interesting to note that the tips or ends of consecutive anlagen do not always strike each other squarely; the writer has frequently observed the posterior tip of one and the anterior of another a considerable distance apart in the same section. In other words, the anlagen in their growth and elongation had shoved past one another without immediately meeting. Eventually they become confluent by the gemmation of lateral sprouts or the dilatation of their lumina. This doubtlessly explains the irregularity and sinuosity of their course at an early period after

the establishment of continuity. The writer would show figures portraying these phases, but the number of illustrations already far exceeds his intentions; moreover, such conditions are concerned more especially with their later development and will receive consideration in the subsequent contribution. At that time the profuse plexus or network will also be considered which in 8 and 9 mm. embryos is developed between the two lateral lymph ducts and from which ultimately the definitive lateral subcutaneous lymph vessels of the trunk are, so to speak, crystallized.

The history of science, in fact the history of lymphatic research alone, has so often shown the fallacy of theorizing from insufficient or problematical data and premises, that the writer feels little inclination to base upon a simple finding an hypothesis that shall attempt to harmonize or properly value the work of other investigators at variance with his own. Only after observation has been corroborated repeatedly or from several viewpoints and the demonstration of fact is final can a law be formulated which is sound, comprehensive and stripped of all opinions and prejudices. Suggestions thrown out, however, to give direction to inquiry are ever seasonable and little hesitation is felt in expressing poignant ones. The purpose, then, of the theoretical considerations in the following paragraphs is neither to defend nor to refute any one view of lymphatic development; nor is it the aim to effect a compromise between conflicting views or to promulgate a new one. Consistent with the conditions in *Bufo*, such considerations are offered as plausible possibilities, the truth or error of which subsequent researches on other vertebrate embryos will determine.

If the interpretation of the structures described in this treatise is the only possible one as the author believes it to be; if the lymphatic system of *Amphibia* is homologous to that of other vertebrate animals as we expect it to be; and if the morphological dogma; like structure, like origin, is infallible, as all biologists tacitly assume it to be, then the view of the *direct* mesenchymal origin of lymphatics seems to be untenable. But not only is this theory affected; the opposing one also must certainly be radically

modified. If we are to have agreement in our accepted belief of the mode of lymphatic genesis, the two chief antagonistic schools of investigators are compelled to re-examine their material with a new unbiased attitude, both those who maintain that lymph ducts are formed *in situ* from mesenchyme and discontinuously, and those who contend for the view of the venous origin of such vessels, of their continuity in development and of their centrifugal growth and spreading from a few definite foci in the body. The idea that strikes the writer primarily is that most workers have been deceived as to the time when lymphatic anlagen first make their appearance; it is conceivable how structures which have been described as the incipient anlagen of a lymph duct may already represent a much later phase. The characteristics which the lymphatic rudiments, discussed in this paper, manifest, such as solidity or imperfect vacuolation and discontinuity, though venous in origin, irrefutably show that the injection method would have been utterly incapable of revealing them at this time. Might not the same contention apply to the study of lymphatics in other vertebrate embryos, and might not anlagen exist long before injections could attest their existence. Is most of the other work on lymphatic development exempt from similar criticism? In their suppositions investigators have been more or less led astray by appearances, and in no other field of inquiry perhaps do appearances intimate so little of the truth. In a previous paper on the development of the thoracic duct in the pig embryo, the writer has described and figured very definite spaces which lie in the vicinity of the cardinal veins or their tributaries and in the path of the future definitive duct, and which he believed to be lined by cells mesenchymal in derivation. This conclusion was reached because the intimal cells of the thoracic duct anlagen at their inception visibly resembled the embryonic connective tissue elements very closely in certain seemingly important qualities. In finding that the character which marks incipient endothelium from mesenchyme particularly in the head region of young toad larvae is its abundance of yolk while other cell attributes appear identical, the present inquiry has convinced him of other potent possibilities.

Are the discontinuous thoracic duct rudiments, like those of the ventral cephalic sinus in Amphibia, derived from endothelial proliferations which have severed their connections with the parent veins and have acquired lumina, subsequently to meet and become confluent with one another to create a continuous channel? Is the relation of these isolated cavities to some of the confused group of Mayer-Lewis anlagen a much more intimate one than has been supposed by most investigators?

Recently the discussion has centered largely around an injected and sectioned pig embryo, series no. 23a, of the Johns Hopkins University Embryological Collection. Professor Sabin originally held<sup>7</sup> that the developing thoracic duct in this specimen was completely filled with the injecta. Some time later the writer was given the privilege of examining and describing this particular embryo. He pointed out<sup>8</sup> the existence of a long, blind, dilated space which follows closely upon the injected portion of the duct and is sharply demarcated from the neighboring veins as well as from the indefinite connective tissue interstices, a contrast admirably brought out in the photographs published at that time. Sabin now argues<sup>9</sup> that the injection in this case was not a perfect one. She accepts the space as a part of the thoracic duct anlage, but assumes, firstly, that it is united with the injected vessel by a very frail connection, which, if at all possible, must be extremely difficult to distinguish from the surrounding tissue reticulum, and secondly, that the pressure of the injection was entirely inadequate to force the fluid through the narrow passage. Leaving aside a consideration of the contradictory evidence which has been explicitly expressed in previous papers,<sup>10</sup> the writer would ask Professor Sabin, whether her explanation of discontinuities in an inchoate lymphatic duct is the most likely one, in view of the observed conditions in Amphibia. The view of the

<sup>7</sup> In a report before the American Association of Anatomists, Ithaca, 1910.

<sup>8</sup> Kampmeier; *Anat. Rec.*, vol. 6, no. 5, June, 1912.

<sup>9</sup> Sabin; *Anat. Rec.*, vol. 6, no. 7, August, 1912, and Johns Hopkins Hospital Reports, new series, no. 5.

<sup>10</sup> Kampmeier; *Am. Jour. Anat.*, vol. 13, no. 4, September, 1912, and *Anat. Rec.*, vol. 6, no. 5, 1912.

origin of lymphatic channels from a few very definite centers in the organism has been too dogmatically asserted, and those investigators who have strongly adhered to it now find it difficult to consider exceptions, which, there is a probability, may prove the rule. In an analysis of the researches on the genesis of the lymphatics we do not find a single really valid objection, based on correct interpretation of observations, to discredit the view of the origin of a lymph duct from a number of points, that is, from multiple anlagen, which in toad embryos are proliferated from the intima of the vein which the definitive duct accompanies. The present findings, in *Bufo*, then, will permit of a partial acceptance of both the "centrifugal growth theory" and the "discontinuous, *in situ* mesenchymal origin" of lymph ducts. That the lymphatic endothelium, here considered, arises from venous endothelium has been shown beyond the shadow of a doubt, and the writer consistently, though tentatively, abandons the hypothesis of its derivation in other vertebrates from mesenchymal cells, unless their lymphatic system is shown to behave differently, which is scarcely conceivable. But the other tenets of the 'outgrowth theory,' such as continuity and centralization in lymphatic development, he can not accept, for the present observations reinforce strongly the diametrically opposite doctrines of discontinuity and multiple origin. The ventral cephalic lymph sinus is a product of the walls of the external jugular veins; its anlagen arise not at one point but individually at intervals along the entire extent of the cranial division of these veins. Even after the lymph sinus has become a single chamber by the coalescence of its rudiments, it remains as a blind reservoir until a relatively late stage when it joins the lymph hearts. The lateral lymphatic ducts of the trunk, too, do not spring from one center but are formed and acquire continuity by the fusion of a number of anlagen, which originate along the postcardinals and their dorsal tributaries, the intersegmental veins. To satisfy the 'outgrowth theory,' the lymphatic vessels mentioned, the sinus and at least the anterior half of the lateral ducts, should develop as continuous growths from the anterior lymph hearts,

which correspond, as the writer will show in the later paper, to the two anterior centers, the jugular lymph sacs, in Mammalia.

Finally, a certain peculiarity in the development of lymphatic channels in *Bufo* has suggested a possible homology between the incipient anlagen here observed and peri-venous lymphatic spaces first discovered and described by Huntington and McClure in cat embryos.<sup>11</sup> Opponents of this view of lymphatic formation maintain that such spaces are artificial, due to shrinkage, though adequate proof to uphold this contention is not forthcoming. As has been shown in the figures, there occur in certain stages of the toad larvae hollow lymphatic anlagen which hug the vein closely and consequently resemble extra-intimal spaces, but which have been shown to be really intra-intimal in nature since their lumen arises as a vacuolation of the endothelial proliferation. Might not a similar condition be found to prevail in mammalian embryos were the genesis of extra-intimal spaces followed back far enough?

In the writer's judgment, it is only by carrying out extensive and minute cytological studies in all classes of vertebrate embryos, to determine specific cell character and behavior of both mesenchyme and endothelium during the very early genetic stages, that we can arrive most surely and quickly at a uniform and comprehensive conception of lymphatic development and can measure the amount of truth and the number of fallacies inherent in the several respective theories hitherto advanced. This may prove to be an arduous task inasmuch as a natural and peculiar diagnostic trait, like that of yolk content, to distinguish incipient lymphatic intima from mesenchyme, probably does not exist in embryos other than Amphibian, but by the invention and application of different staining methods the results would perhaps be quite as surprising.

<sup>11</sup> Huntington and McClure; *Am. Jour. Anat.*, vol. 6, 1907, *Anat. Rec.*, no. 3.



## APPENDIX

At the time when the foregoing observations had already been made, a reprint of a preliminary report by S. Fedorowicz on the development of the lymph vessels in the larvae of *Anura* fell into the writer's hands. (*Untersuchungen über die Entwicklung der Lymphgefäße bei Anurenlarven. Vorläufige Mitteilung. Extrait du Bulletin de l'Academie des Sciences de Cracovie*, June, 1913. S. Fedorowicz). Although his observations pertain to the development of the posterior lymph hearts in *Bufo*, he expresses a view essentially similar to that advanced in this treatise. The fact that two investigators have arrived at the same conclusions independently of each other gives additional weight to their work. Since Fedorowicz has the priority, the writer gladly submits this contribution in corroboration of his work.

## PLATES

All of the sections from which the following illustrations were made are stained with hematoxylin and orange G and are six microns in thickness. Figures 2 to 9, 11, and 16 to 26 inclusive are camera lucida sketches drawn with a 2 mm. oil immersion objective and a no. 8 ocular. Figures 1, 10, 12 to 15, and 27 to 35 were produced with the aid of the Edinger Projection Apparatus. All of the figures were drawn as nearly as was possible at one plane of focus or optical section.

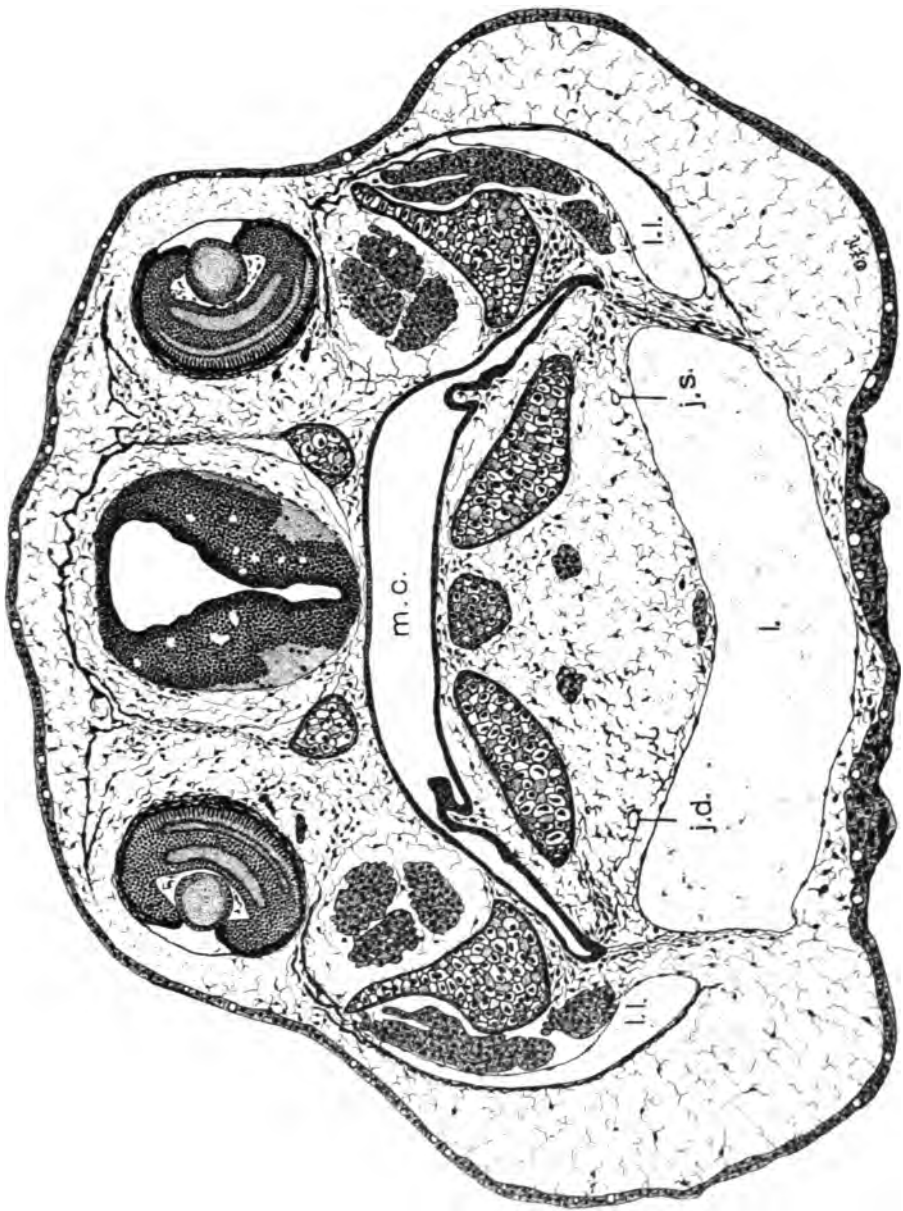
## PLATE 1

### EXPLANATION OF FIGURE

1 Transverse section of a 11 mm. toad embryo through the head at the level of the eye. Series 35, slide 1, row 9, section 5.  $\times 150$ . Reduced to  $\times 75$ .

### REFERENCES

<i>l.</i> , ventral cephalic lymph sinus	<i>j.d., j.s.</i> , right and left external jugular
<i>l.l., l.l.</i> , lateral extensions or wings of	veins
the sinus which are joined to it further forward	<i>m.c.</i> , mouth cavity



## PLATE 2

### EXPLANATION OF FIGURES

2 to 6 Five transverse sections of a 5 mm. toad embryo through a small portion of the ventral region of the head to show the initial anlagen of the lymph sinus. Series 25.  $\times 1100$ .

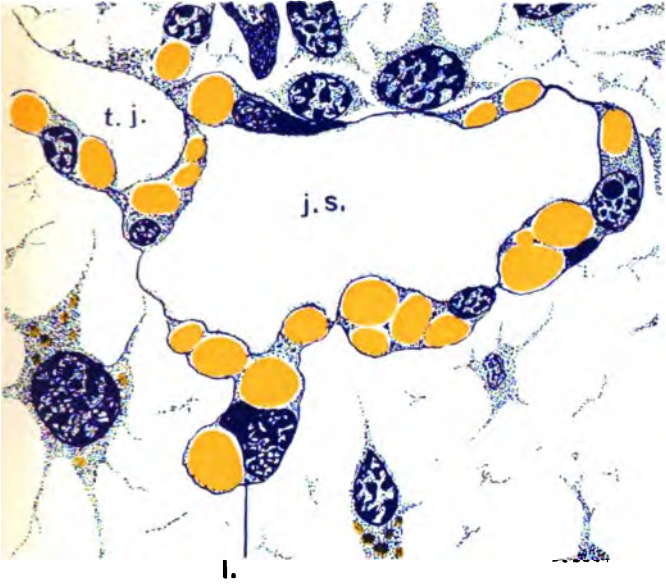
### REFERENCES

<i>l.</i> , <i>l.</i> , sinus anlagen	<i>t.j.</i> , jugular tributary (see footnote 5,
<i>j.d.</i> , <i>j.s.</i> , right and left external jugular	page 168)
veins	<i>b.c.</i> , blood corpuscle

2 and 3 Successive sections from the left side. Slide 1, row 4, sections 19 and 20.

4 From the same side, three sections caudad. Slide 1, row 4, section 23. Compare the lymphatic rudiment (1) with the mesenchyme in regard to yolk, and note its solidity.

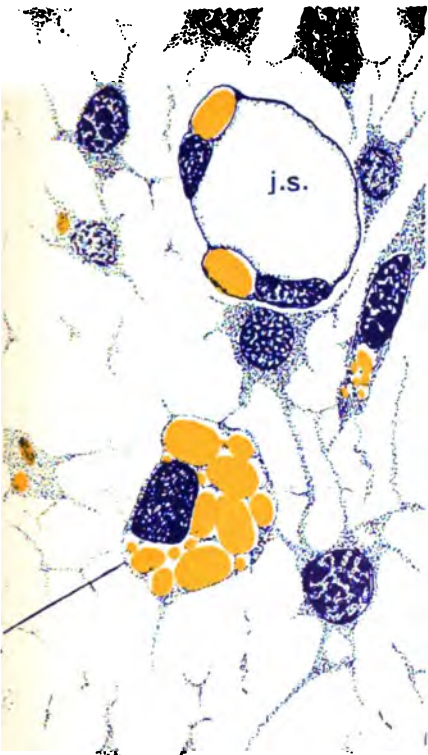
5 and 6 Two alternate sections from the right side. Slide 1, row 4, sections 18 and 20. Observe the cavity of the lymphatic (1) in the second sketch.



2



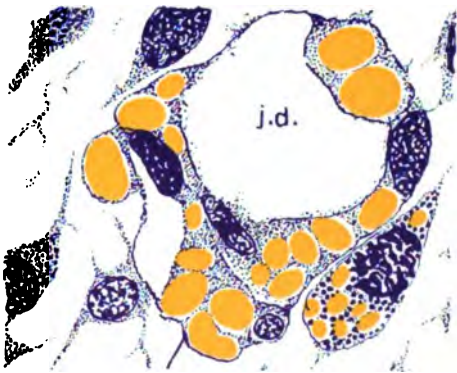
3



4



5



6

### PLATE 3

#### EXPLANATION OF FIGURES

7 Transverse section of a 6 mm. toad embryo through the sinistro-ventral region of the head. Series 54, slide 1, row 4, section 8.  $\times 1100$ .

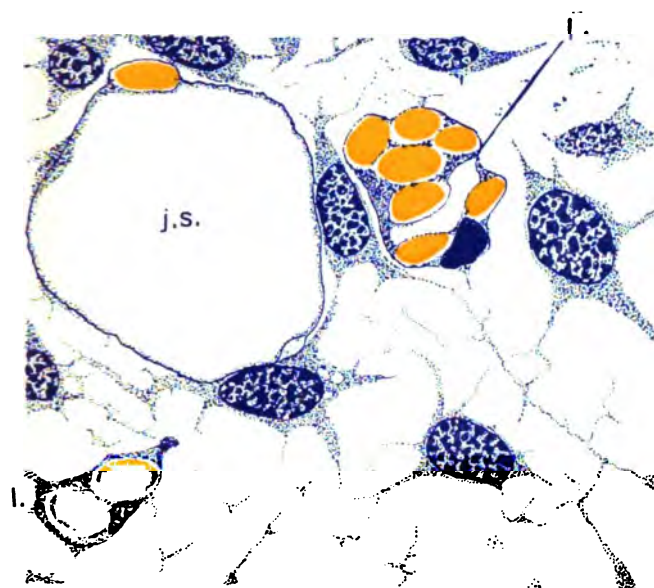
#### REFERENCES

*l.*, sinus anlagen  
*j.s.*, left external jugular vein

8 and 9 Transverse sections of another 6 mm. toad embryo through the dextro-ventral region of the head. Series 53, slide 1, row 5, section 13, and row 6, section 4.  $\times 1100$ . Eight sections intervene between these two levels.

#### REFERENCES

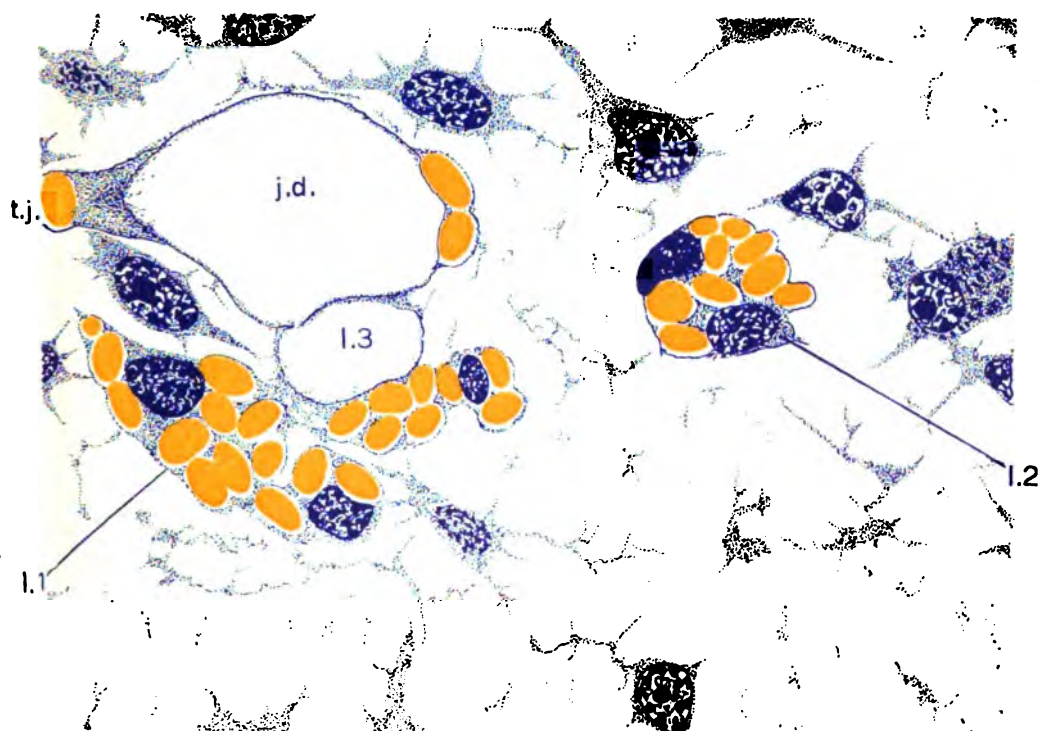
*l.1, l.2, l.3*, sinus anlagen  
*j.d.*, right external jugular vein  
*t.j.*, wall of a tributary cut tangentially



7



8



9

## PLATE 4

### EXPLANATION OF FIGURES

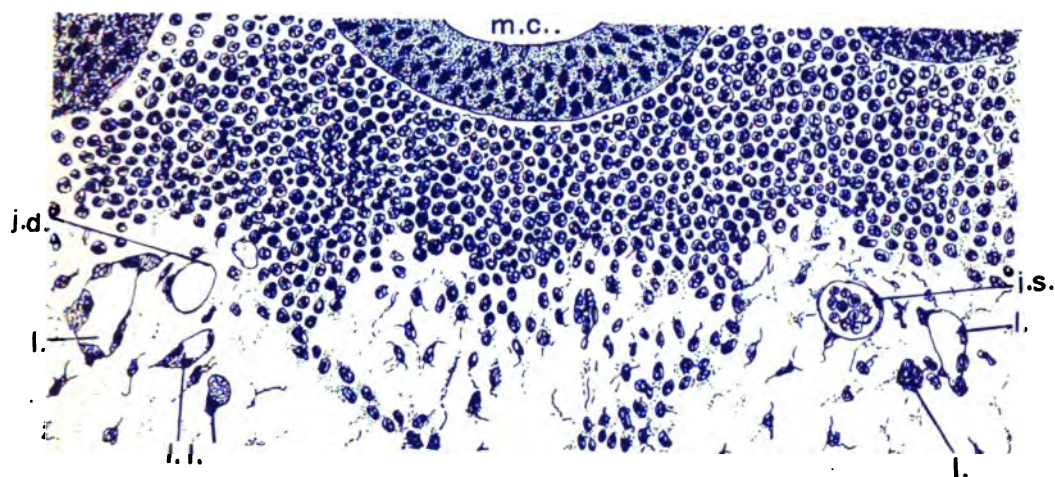
10 Transverse section of a 7 mm. toad embryo through the ventral region of the head. Series 52, slide 1, row 4, section 5.  $\times 300$ .

11 A small area near the lower left corner of the same section (fig. 10).  $\times 1100$ .

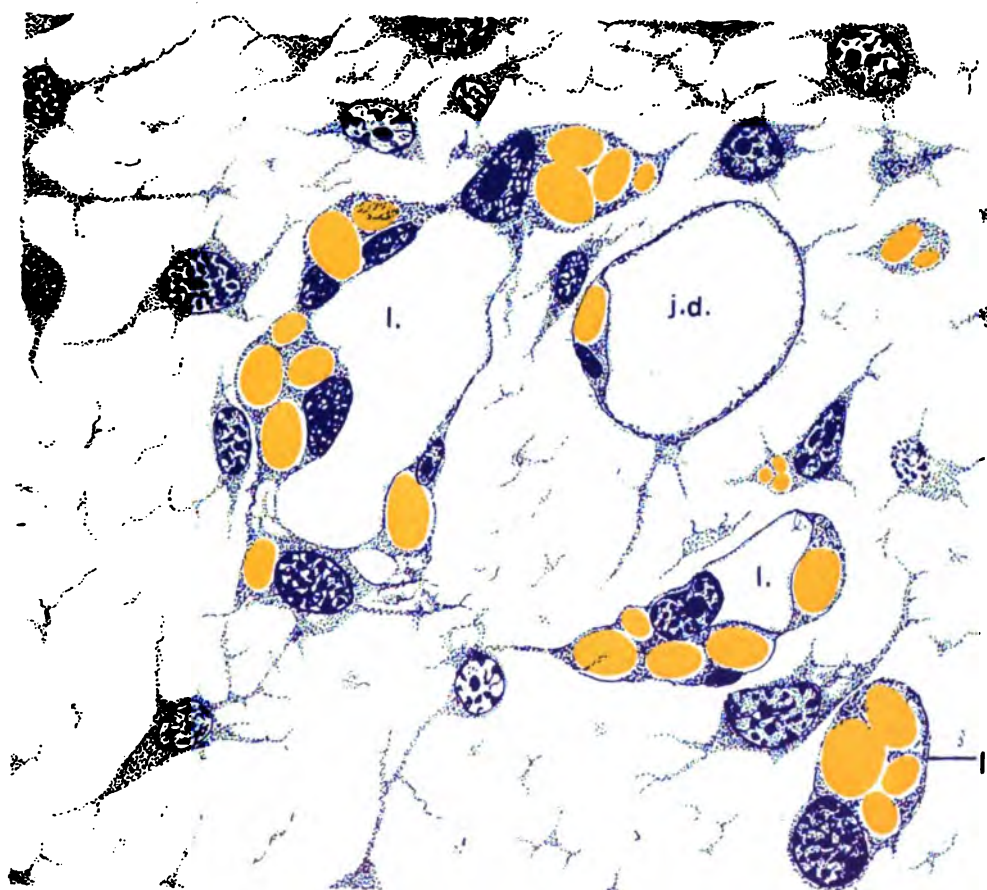
### REFERENCES

<i>j.d., j.s.</i> , right and left external jugular veins	<i>l., l.</i> , sinus anlagen <i>m.c.</i> , mouth cavity
---	---





10



11  
191

## PLATE 5

### EXPLANATION OF FIGURES

12 Transverse section of an 8 mm. toad embryo through a little more than the right half of the territory ventral to the mouth cavity (cf. fig. 1). Series 27, slide 1, row 5, section 8.  $\times 500$ .

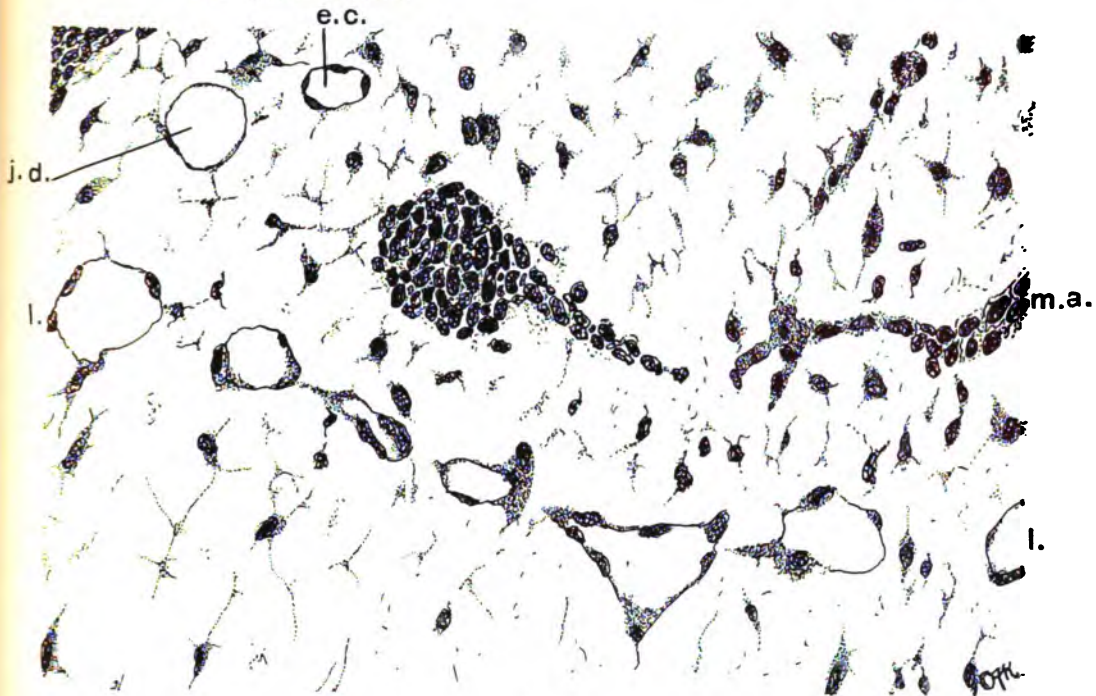
### REFERENCES

<i>l.</i> to <i>l.</i> , plexiform anlage of sinus	<i>e.c.</i> , right external carotid artery
<i>j.d.</i> , right external jugular vein	<i>m.a.</i> , muscle anlagen

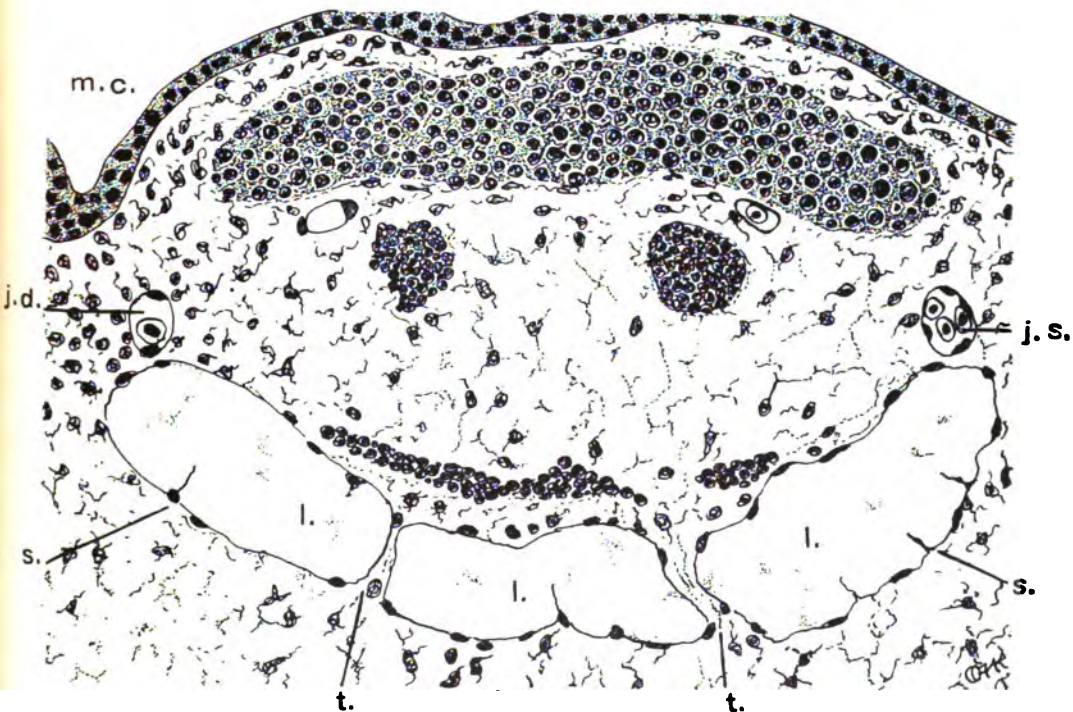
13 Transverse section of a 9 mm. toad embryo through the ventral region of the head. Series 2, slide 1, row 8, section 5.  $\times 300$ .

### REFERENCES

<i>l.</i> , multilocular anlage of sinus	<i>j.d.</i> , <i>j.s.</i> , right and left external jugular veins
<i>l.</i> , <i>s.</i> , tissue strands and trabeculae, remnants of walls between originally independent channels	<i>m.c.</i> , mouth cavity



12



13  
193

## PLATE 6

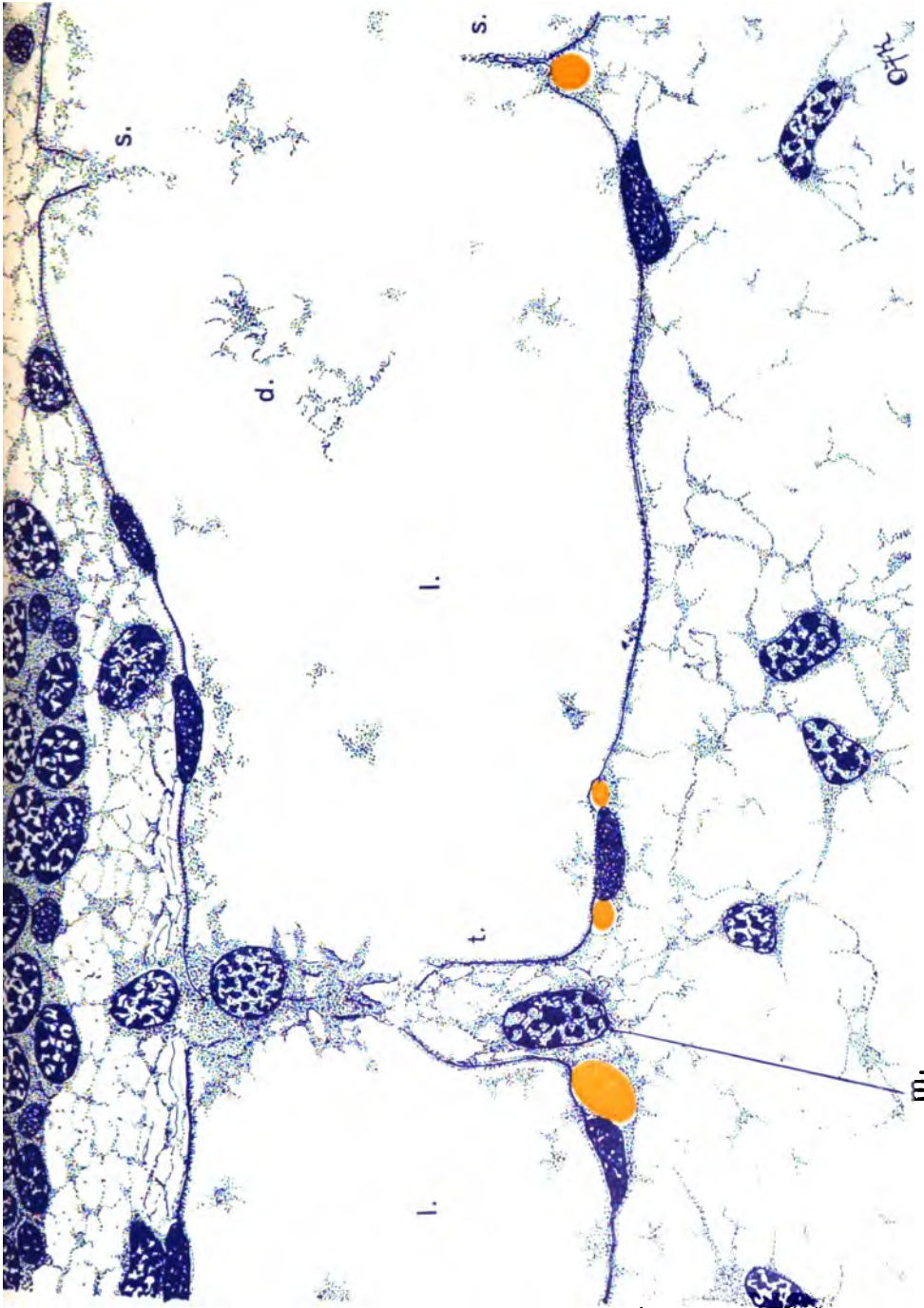
### EXPLANATION OF FIGURE

14 A small portion of the section shown in figure 13.  $\times 1100$ .

### REFERENCES

<i>l.</i> , lumen of sinus	<i>d.</i> , cellular débris, probably vestiges
<i>t., s.</i> , tissue spurs and trabeculae	of former partitions
	<i>m.</i> , mesenchymal cell





## PLATE 7

### EXPLANATION OF FIGURES

15 Transverse section of a 9 mm. toad embryo through the middle of the trunk. Series 2, slide 3, row 7, section 2.  $\times 150$ .

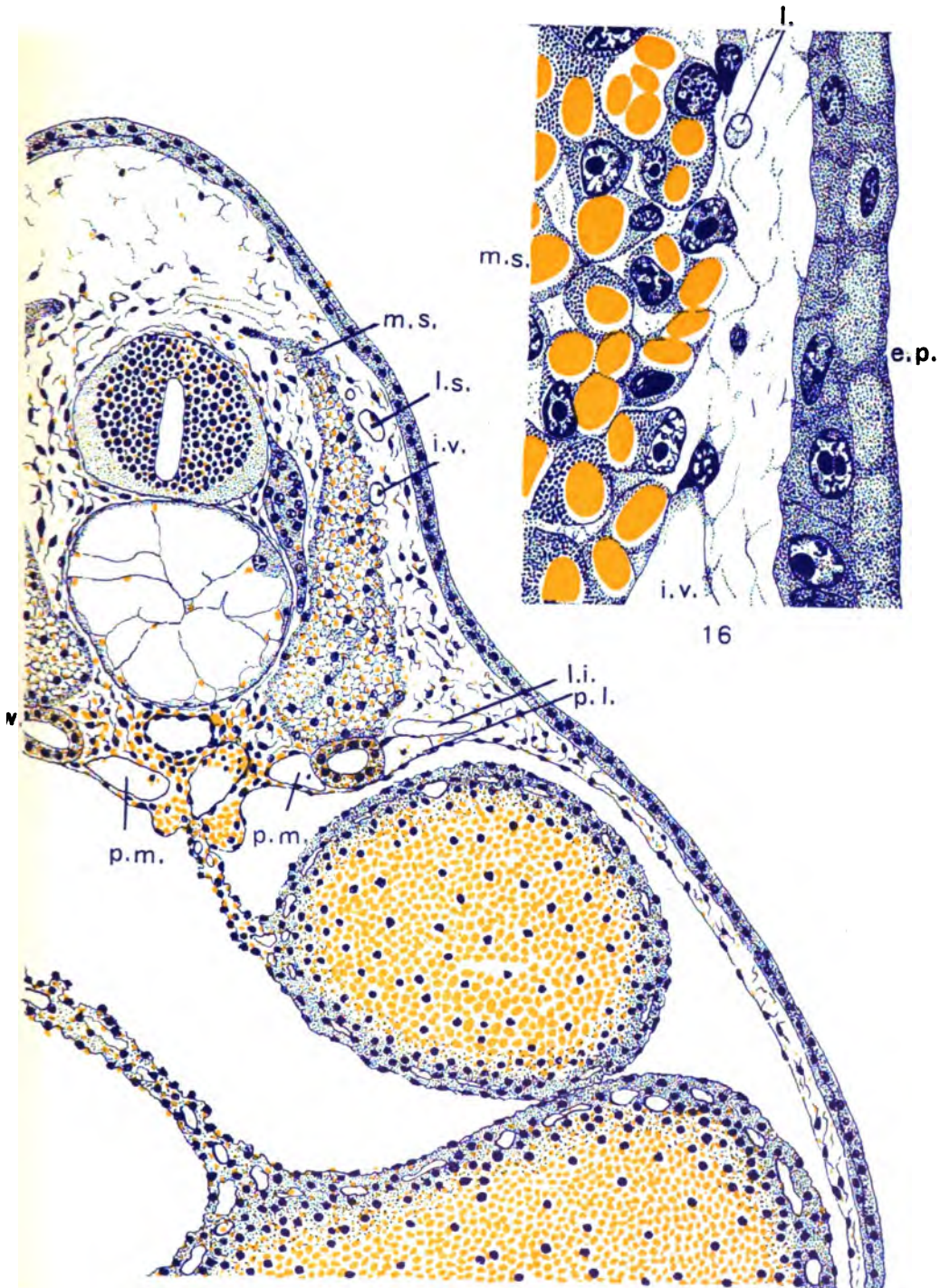
### REFERENCES

<i>l.s.</i> , <i>l.i.</i> , superior and inferior lateral lymphatic ducts	<i>p.m.</i> , <i>p.l.</i> , medial and lateral divisions of the postcardinal vein
<i>i.v.</i> , intersegmental vein	<i>w.</i> , Wolffian or pronephric duct
	<i>m.s.</i> , muscle segment

16 A small area of a section of a 7 mm. toad embryo through the left mid trunk region. Series 52, slide 3, row 4, section 16.  $\times 1100$ .

### REFERENCES

<i>l.</i> , anterior tip of a blind anlage of the developing superior lateral lymph duct	<i>i.v.</i> , intersegmental vein
	<i>ep.</i> , epidermis
	<i>m.s.</i> , myotome



## PLATE 8

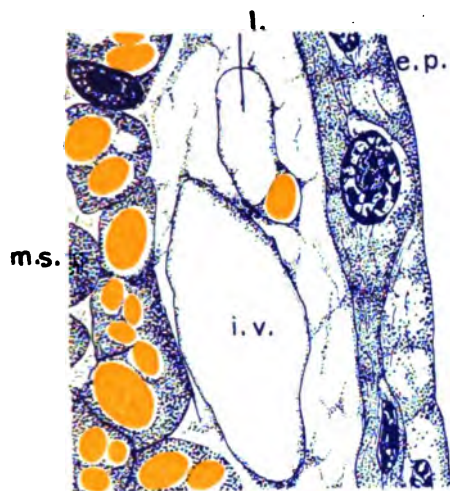
### EXPLANATION OF FIGURES

17, 18, 19, 20, 21 and 22 Transverse sections to show different levels of the lymphatic anlage the tip of which is pictured in figure 16. Series 52, slide 3, row 4, section 24; row 5, sections 2, 6, 9, 11; row 6, section 1.  $\times$  1100.

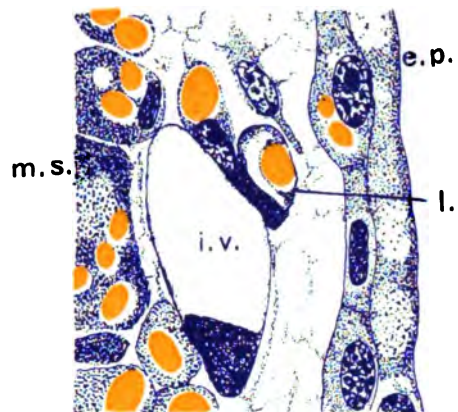
### REFERENCES

<i>l.</i> , anlage of the superior lateral lymph duct	<i>i.v.</i> , intersegmental vein
	<i>ep.</i> , epidermis
	<i>m.s.</i> , myotome





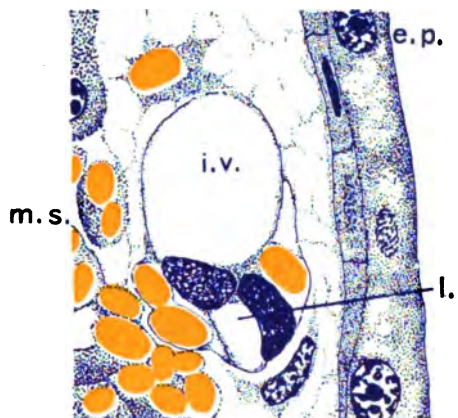
17



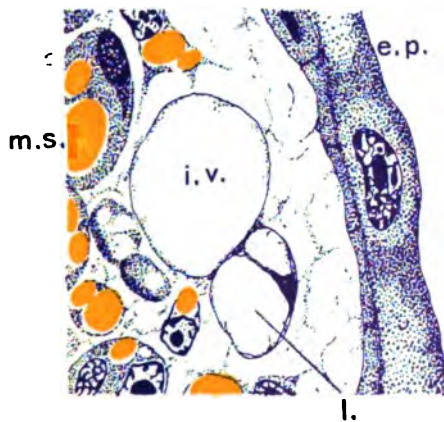
18



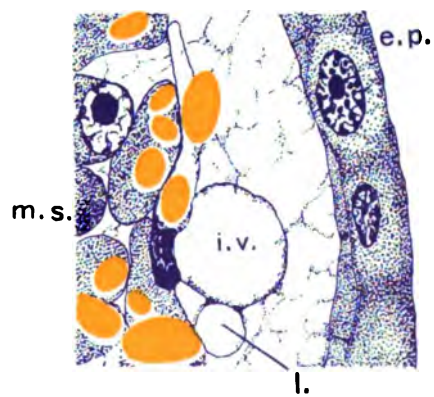
19



20



21



22

## PLATE 9

### EXPLANATION OF FIGURES

23, 24 and 25 Transverse sections to show three additional levels of the lymphatic rudiment illustrated in the sketches on plate 8. Series 52, slide 3, row 6, sections 4, 11, 13.  $\times 1100$ .

26 Transverse section of a 6 mm. toad embryo through approximately the same region (cf. figs. 17-25) to show an earlier condition, evidently, of the superior lateral lymph duct. Series 53, slide 4, row 5, section 17.  $\times 1100$ .

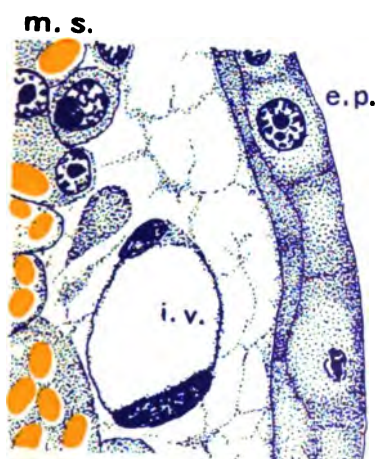
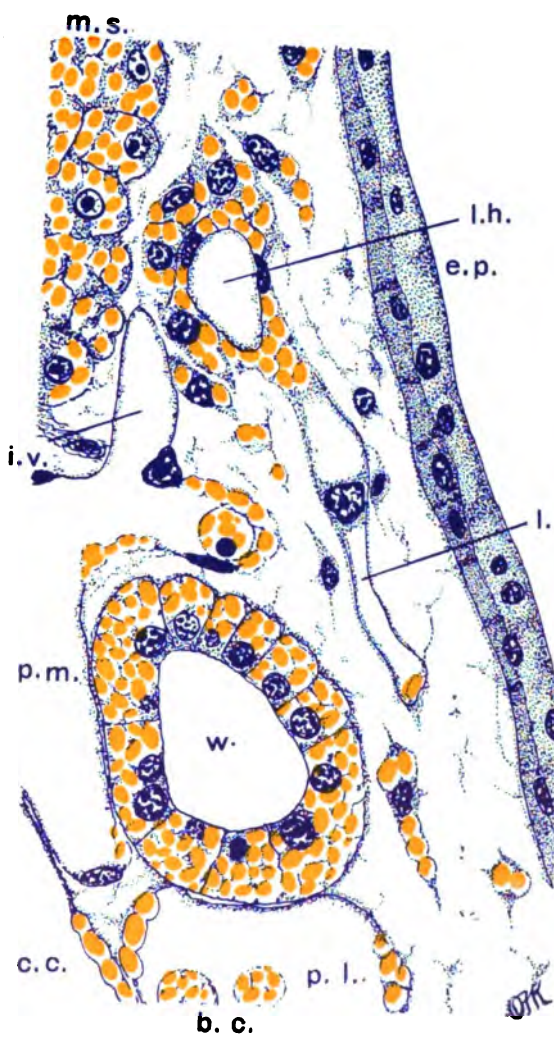
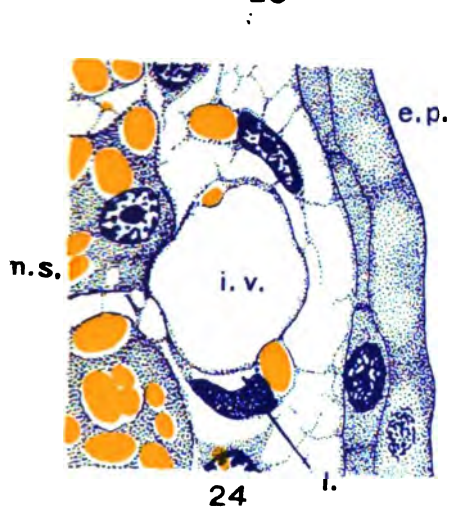
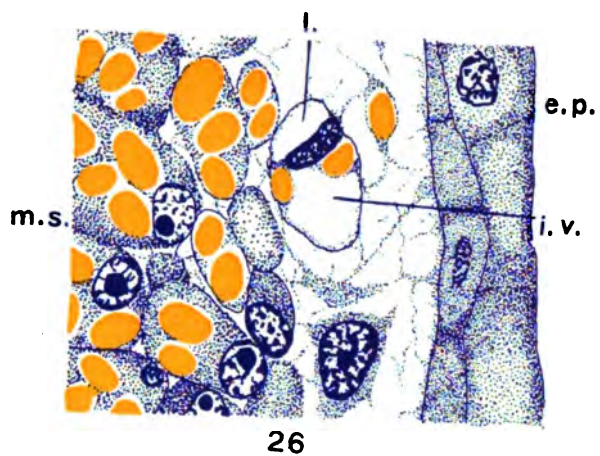
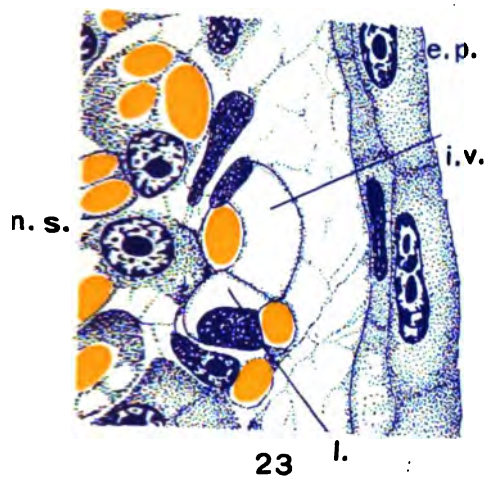
### REFERENCES

*l.*, anlage of superior lateral lymph duct    *ep.*, epidermis  
*i.v.*, intersegmental vein                      *m.s.*, muscle segment

27 Transverse section of a 6 mm. toad embryo at the level of the left anterior lymph heart. Series 53, slide 3, row 3, section 13.  $\times 1100$ .

### REFERENCES

*l.h.*, posterior portion of the anterior lymph heart    *p.m.*, *p.l.*, medial and lateral divisions of the postcardinal  
*l.*, anterior extent of the developing inferior lateral lymph duct    *b.c.*, blood corpuscles  
*i.v.*, intersegmental vein                      *c.c.*, coelomic cavity  
    *ep.*, epidermis  
    *m.s.*, muscle segment



## PLATE 10

### EXPLANATION OF FIGURES

28 Transverse section a short distance behind the left lymph heart indicated in figure 27. Series 53, slide 3, row 4, section 3.  $\times 1100$ .

### REFERENCES

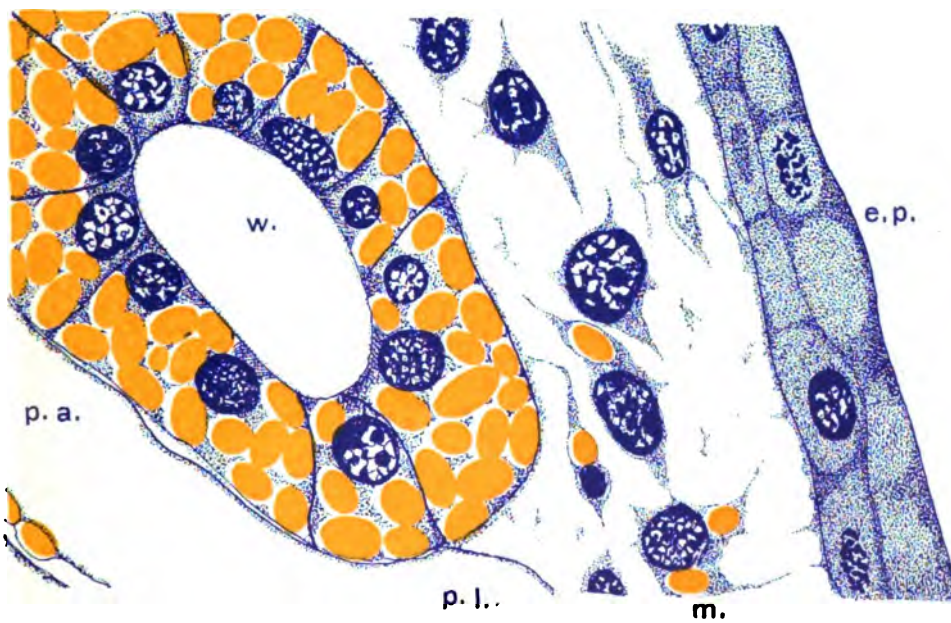
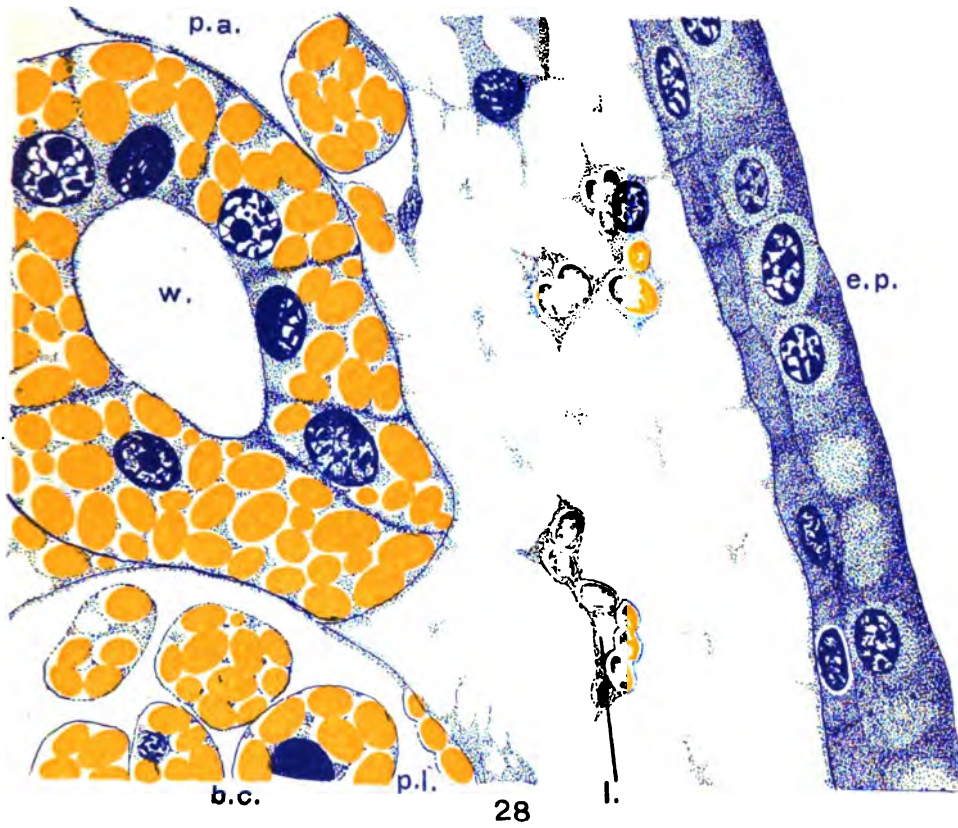
<i>l.</i> , extreme posterior tip of the anterior anlage of the inferior lateral lymph duct, shown in figure 27 as a ventral sprout of the lymph heart	<i>p.a.</i> , dorsal anastomosis connecting the two postcardinal divisions
<i>p.l.</i> , lateral division of the postcardinal	<i>b.c.</i> , blood corpuscles
	<i>ep.</i> , epidermis
	<i>w.</i> , pronephric duct

### REFERENCES

29 Eighteen sections caudad of the level represented by figure 28.  $\times 1100$ . Series 53, slide 3, row 5, section 4.  $\times 1100$ .

<i>m.</i> , mesenchymal cells; no indication of a lymphatic anlage	<i>p.a.</i> , ventral postcardinal anastomosis; other explanations the same as above
--	--





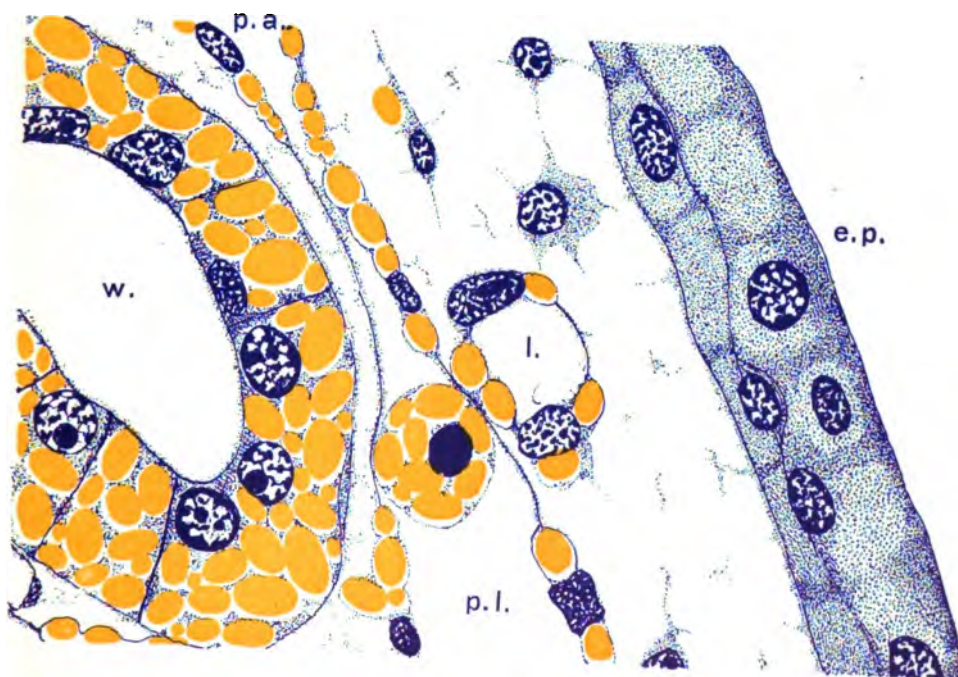
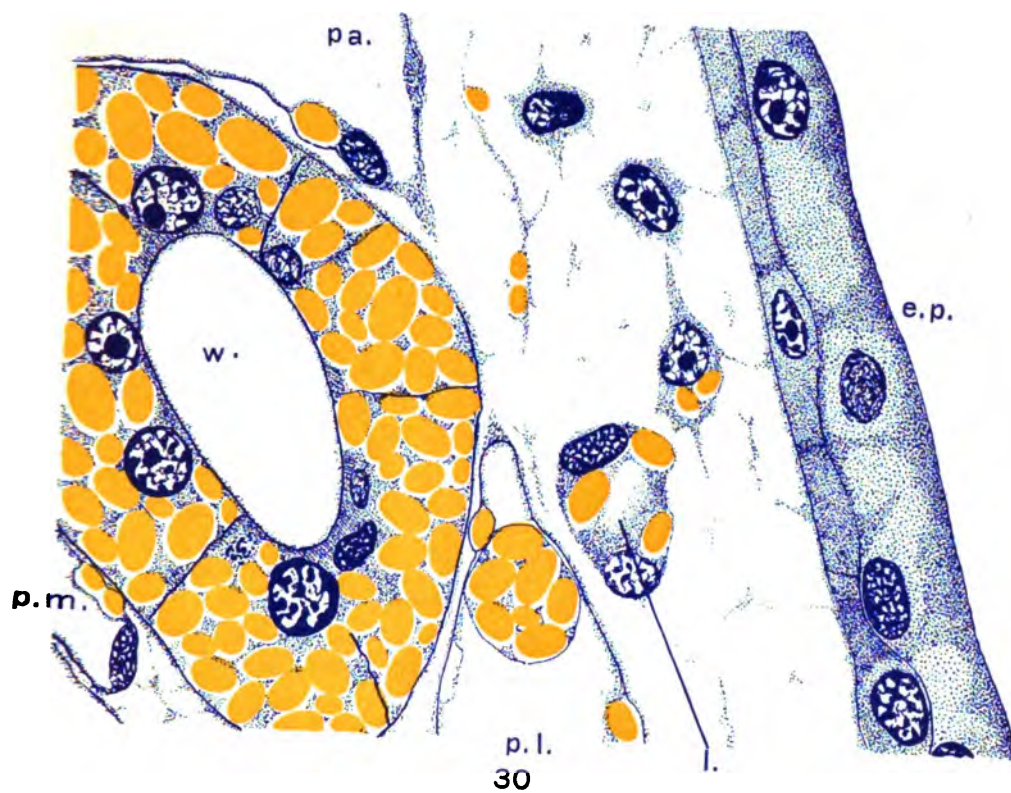
## PLATE 11

### EXPLANATION OF FIGURES

30 and 31 Successive sections after an interval of nine sections behind that pictured in figure 29. Series 53, slide 3, row 5, section 12.  $\times$  1100.

### REFERENCES

<i>l.</i> , discontinuous anlage of the inferior lateral lymph duct; figure 30 shows the anterior tip	<i>p.a.</i> , dorsal anastomosis between post-cardinal divisions
<i>p.m.</i> , <i>p.l.</i> , medial and lateral post-cardinal divisions	<i>w.</i> , pronephric duct
	<i>ep.</i> , epidermis



## PLATE 12

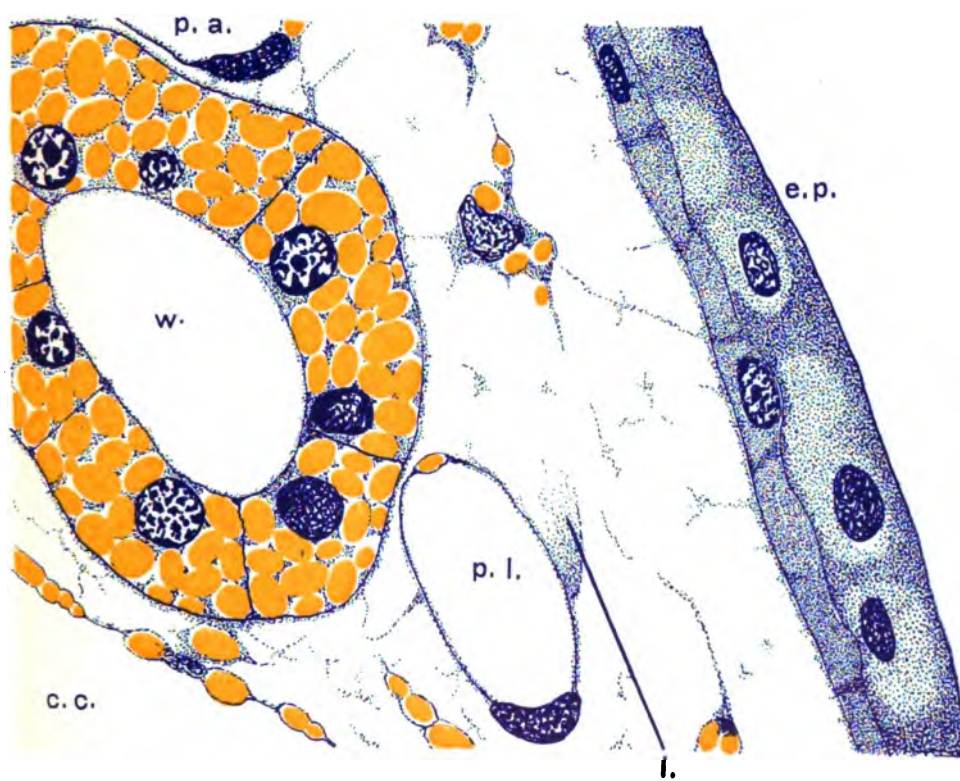
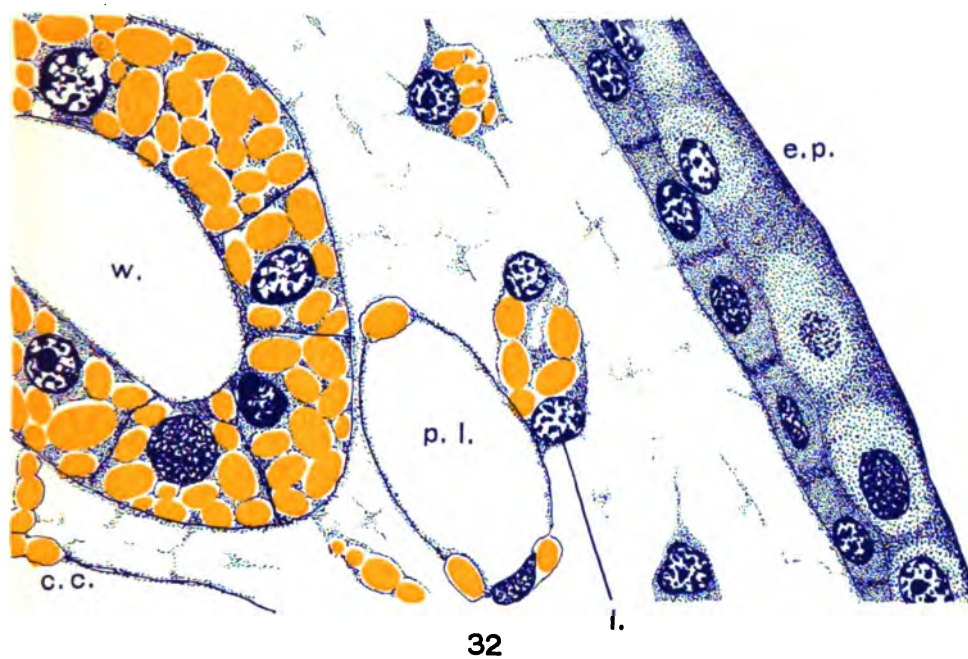
### EXPLANATION OF FIGURES

32 and 33 Consecutive sections after an interval of four sections posterior to those represented on plate 12. Series 53, slide 3, row 5, section 16; row 6, section 1.  $\times$  1100.

### REFERENCES

<i>l.</i> , discontinuous anlage of the inferior lateral lymph duct. Figure 33 shows the extreme posterior tip	<i>w.</i> , pronephric duct
<i>p.l.</i> , lateral postcardinal division	<i>ep.</i> , epidermis
<i>c.c.</i> , coelomic cavity	<i>p.a.</i> , dorsal anastomosis between post-cardinal divisions





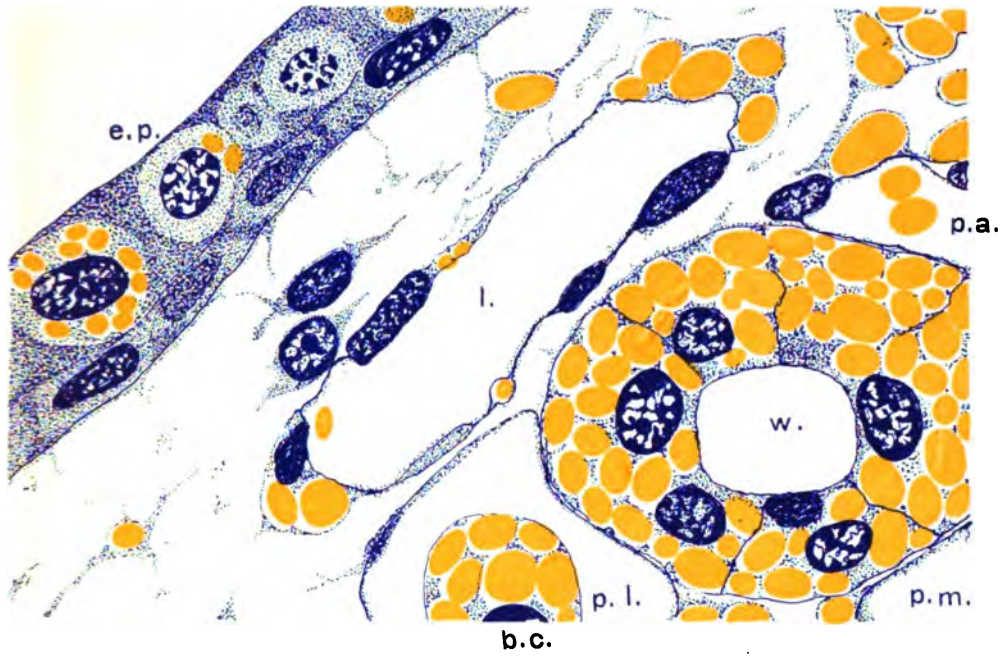
## PLATE 13

### EXPLANATION OF FIGURES

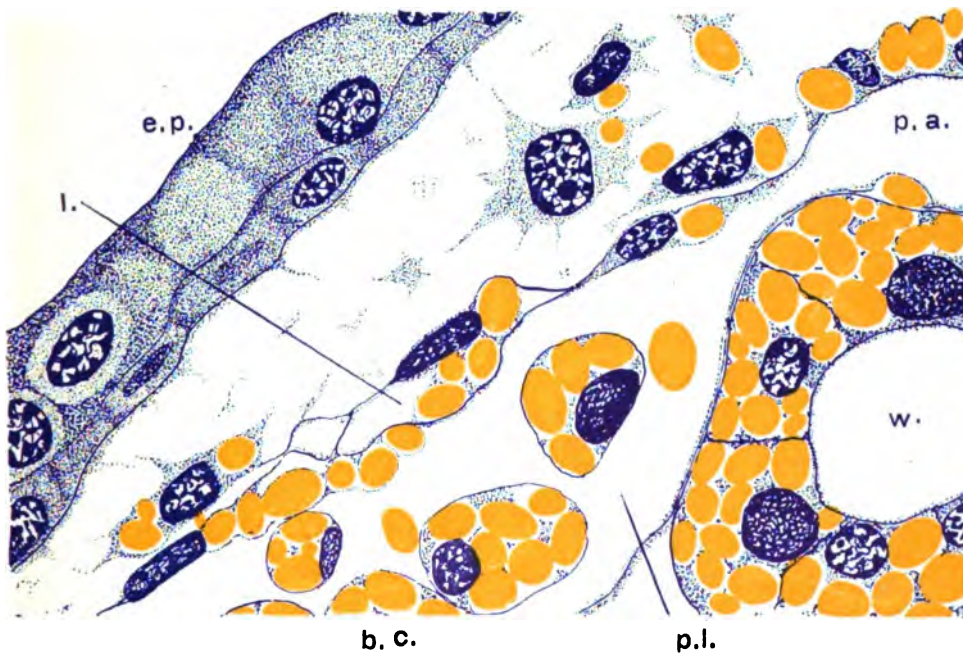
34 and 35 Transverse sections of another 6 mm. toad embryo through the right side of the mid trunk region. Series 54, slide 3, row 3, sections 4 and 10.  $\times 1100$ .

### REFERENCES

<i>l.</i> , discontinuous anlage of the right inferior lateral lymph duct. The last figure shows the anlage clinging to the venous wall	<i>p.a.</i> , dorsal postcardinal anastomosis
	<i>b.c.</i> , blood cells
	<i>ep.</i> , epidermis
<i>p.m.</i> , <i>p.l.</i> , medial and lateral post-cardinal divisions	<i>w.</i> , pronephric duct



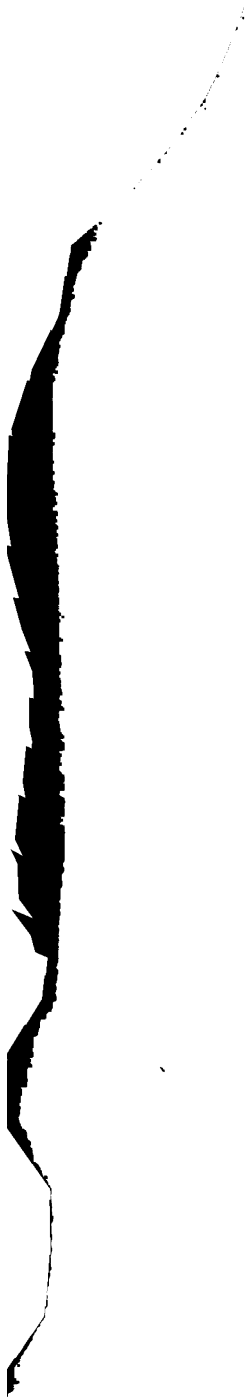
34



35

209





# THE AMERICAN JOURNAL OF ANATOMY

VOLUME 17, NUMBER 2, JANUARY 15, 1915

## CONTENTS

OTTO FREDERIC KAMPMEIER. On the origin of lymphatics in <i>Bufo</i> . Thirty-five figures.....	161
HENRY K. DAVIS. A statistical study of the thoracic duct in man. Thirty-two figures.....	211

THE WAVERLY PRESS  
BALTIMORE, U. S. A.

*Mr. W. E. Camp*  
*with my best compliments*

Z Zakładu Histologii i Embryologii Uniwersytetu Warszawskiego.  
(Department of Histology and Embryology, University of Warsaw)  
(Dyr. Prof. Dr. M. Konopacki)

---

Dr. phil. et med. PIOTR SŁONIMSKI.

---

**W sprawie składników komórkowych  
i ich pochodnych we krwi *Batrachoseps  
attenuatus* Esch.**

(Cell elements and their derivatives in the blood of  
*Batrachoseps attenuatus* Esch.)

FOLIA MORPHOLOGICA  
Vol. 1., № 2—3.  
(Separatum)

WARSZAWA 1929.





W SPRAWIE SKŁADNIKÓW KOMÓRKOWYCH  
I ICH POCHODNYCH WE KRWI  
*Batrachoseps attenuatus* Esch.

napisał  
PIOTR SŁONIMSKI

(Z Zakładu Histologii i Embriologii Uniwersytetu Warszawskiego).

Wstęp.

W nauce przyjęto ogólnie, iż w obrębie kręgowców jedynie ssaki (*Mammalia*) posiadają we krwi krążącej czerwone ciała, pozbawione jąder. U wszystkich pozostałych gromad kręgowców, zarówno zmiennocieplnych, jak i stałocieplnych (ptaki), dojrzałe czerwone ciała krwi (erytrocyty) mają stale posiadać jądra. O istnieniu bezjądrzastych krwinek we krwi kręgowstnych (*Cyclostomata*), a mianowicie: u minoga (*Petromyzon*) znajdujemy wskazówki w pracach Giglio-Tos'a ('97) oraz Werzberg'a ('11). Engel ('94), Danchakoff ('08), Price-Jones ('10) stwierdzili występowanie bezjądrzastych czerwonych ciałek krwi w ciągu różnicowania się elementów morfotycznych krwi u kury (*Gallus domesticus*). Odnosne dane, tyczące się kręgowstnych (*Cyclostomata*) i ptaków (*Aves*), nie były jednak pozbawione pewnego charakteru fragmentarycznego i dopiero poszukiwania, odnoszące się do płazów (*Amphibia*), postawiły zagadnienie występowania bezjądrzastych elementów krwi w nowem zgoła świetle.

Pierwszy Eisen ('97) wykazał, iż we krwi małego płaza amerykańskiego z rodziny salamandrowatych (*Salamandridae*),

spotykanego przy brzegach Oceanu Spokojnego: *Batrachoseps attenuatus* Esch., wyróżnić można we krwi bezjądrzaste elementy, przypominające bądźto krwinki, bądź też płytki krwi ssaków.

Pogląd ten stał się podstawą do dyskusji, którą rozpoczął Giglio Tos ('97). Występując początkowo z krytyką pracy wyżej wymienionego badacza amerykańskiego, Giglio-Tos zmuszony był po przejrzeniu preparatów oryginalnych Eisen'a, cofnąć swoje zarzuty (Giglio-Tos, '98, '99) i przychylić się do jego poglądów. Chociaż i w pracach kilku późniejszych autorów, dotyczących się krwi innych przedstawicieli gromady płazów, a mianowicie: traszki (*Molge* sp.) (Jolly, '04); żaby zielonej (*Rana esculenta*) (Werzberg, '11); kijanek *Anura* (Engel, '06, '15); salamandry plamistej (*Salamandra maculosa*) (Maurer, '20) znajdujemy wzmianki o istnieniu bezjądrzastych krwinek u *Amphibia* — to jednak wszystkie te dane nie mogły przekonać wielu uczonych, a zwłaszcza Schaffer'a ('21). Ten ostatni wyraził stanowczą wątpliwość w słuszność poglądu o istnieniu bezjądrzastych czerwonych ciałek krwi, jako tworów, występujących w warunkach prawidłowych we krwi innych zwierząt kręgowych, poza gromadą ssaków.

Schaffer (l. c.) z zupełną słusznością sprostował błąd Maurer'a ('20), jakoby krwinki u *Batrachoseps attenuatus* Esch. składać się miały wyłącznie z elementów bezjądrzastych. Jednak uważając występowanie bezjądrzastych krwinek u płazów (*Amphibia*) jedynie za rezultat mechanicznego (lub wogóle zewnętrznego) oddziaływania na formy, stale zawierające jądra, posunął swój krytycyzm zbyt daleko, co zostało udowodnione dopiero w pracach późniejszych.

W odpowiedzi na zarzuty Schaffer'a i innych, skierowane przeciwko Maurer'owi, jako wyraźnemu zwolennikowi istnienia bezjądrzastych krwinek u płazów — sprawę tą podjął Beyer ('21)<sup>1)</sup>. Autor ten, z inicjatywy Maurer'a, przeprowadził obserwacje nad rozmazami krwi sporej ilości gatunków kręgowców, przyczem doszedł do następujących wniosków: We krwi płazów wyróżnić

---

<sup>1)</sup> Pracy Beyer'a ('21) nie znał Emmel ('24, '25), mimo, iż wywody autora ściśle wiążą się z zagadnieniem podjętym przez ostatnio wymienionego badacza amerykańskiego oraz dotyczą częściowo i krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch.

można 2 postacie krwinek bezjądrzastych, mianowicie: jedne, zbliżone pod względem wielkości i kształtu do prawidłowych erytrocytów oraz inne, mniejszych rozmiarów, powstałe wskutek odsznurowywania się od komórek macierzystych. U płazów ogoniastych (*Urodela*) występują we krwi obie formy, we krwi płazów bezogonowych (*Anura*) jedynie formy mniejsze („Schnürformen“). We krwi natomiast gadów i ptaków Beyer wogóle nie mógł wyróżnić (na rozmazach) form bezjądrzastych.

Zwłaszcza badania Emmel'a ('20, '21, '24) rzuciły światło na występowanie i pochodzenie bezjądrzastych krwinek u płazów, a to dzięki obfitemu materiałowi porównawczemu, na jakim autor ten oparł swe poszukiwania. Emmel wykazał, iż wchodzą tu w grę przede wszystkim różnice gatunkowe, związane z mechanizmem oddechowym. I tak na rozmazach krwi *Amphiuma means* t. j. gatunku, posiadającego największe krwinki w szeregu przedstawicieli kręgowców — wogóle nie mógł stwierdzić występowania bezjądrzastych czerwonych ciałek krwi. Spotkał je natomiast we krwi kilku (10) gatunków płazów ogoniastych (*Urodela*) i to w różnych stosunkach procentowych. Z danych liczbowych, podanych przez Emmel'a wynika, iż we krwi, krążącej w ciele 3 badanych gatunków z rodzaju *Batrachoseps* (*B. attenuatus*, *B. pacificus* i *B. major*) erytrocyty t. j. krwinki jądrzaste stanowią drobną część składową ogólnego obrazu czerwonych ciałek krwi, wahającą się, zależnie od gatunku oraz pory roku, od 2 do 10%. U wszystkich pozostałych gatunków płazów ogoniastych, we krwi których Emmel znalazł krwinki bezjądrzaste — formy jądrzaste przeważały (w przeciwieństwie do przedstawicieli rodzaju *Batrachoseps*), stanowiąc co najmniej 94% ogólnej ilości czerwonych ciałek krwi. W ciągu dalszych swych poszukiwań nad bezjądrzastymi składnikami krwi u *Ichtyo*—i *Sauropsida* opisał Emmel ('25) we krwi płazów ogoniastych (*Urodela*), łącznie z występowaniem bezjądrzastych krwinek („erythroplastids“) i istnienie bezjądrzastych elementów krwi, pochodzących z białych ciałek krwi („leucocytic plastids“) <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> W celu możliwie jasnego przedstawienia osiągniętych przez siebie wyników, Emmel łączy wszystkie bezjądrzaste elementy krwi (w obrębie całego typu kręgowców, a więc i ssaków) w jedną grupę plastyd. Podczas gdy podgrupa, wywodząca się z czerwonych ciałek krwi, stanowi zbiór elementów, różniących się głównie kształtem i wielkością, w podgrupie elementów, pocho-

W obrębie tych ostatnich autor wyróżnił u płazów 2 typy:

a) Tromboplastydy albo płytki krwi, występujące we krwi następujących gatunków: *Anaides lugubris*, *Plethodon oregonensis*, *Batrachoseps attenuatus*, *Batrachoseps major*, *Batrachoseps pacificus*,

b) Zasadochłonne leukoplastydy, stwierdzone we krwi: *Chondrotus tenebrosus*, *Desmognathus fusca*, *Plethodon oregonensis*, *Plethodon erythrotus* oraz u 3 wyżej wymienionych gatunków *Batrachoseps'a*.

Za wyjątkiem *Chondrotus tenebrosus*, wszystkie wymienione gatunki płazów są pozbawione płuc — co pozwala autorowi wnioskować, iż ta właściwość budowy oraz wywołane przez nią warunki oddychania wiążą się przyczynowo z genezą i składem elementów morfologicznych krwi badanych zwierząt. Pod względem pochodzenia, zarówno bezjadrzaste czerwone ciała krwi (erytroyoplastydy), jak i bezjadrzaste białe ciała krwi (leukoplastydy) mają powstawać w podobny sposób, a mianowicie: w drodze segmentów zarodki, odrywających się od jadrzastych komórek macierzystych („in both cases they arise as segments of cytoplasm detached from the parent nucleated cell“ Emmel, '25, str. 54). Wobec wątpliwości, mogących się tu nasuwać, iż fragmenty bezjadrzaste są jedynie tworem sztucznymi, powstałymi w chwili dokonywania rozmazów, podkreślić należy, iż Emmel otrzymał zupełną zgodność wyników, posługując się i inną metodyką, a mianowicie obserwacją w kropli wiszącej oraz w obrazach krwi, utrwalanej „in situ“ we wnętrzu naczyń krwionośnych:

„That these structures are not to be relegated to the category of artifacts, but are of normal occurrence in these amphibians is evidenced by their presence in hanging drops of fresh blood and in blood fixed in situ within the blood vessels. They were found at all seasons of the year and even in larval animals previous to hatching from the egg“ (cf. Emmel, '25 str. 54).

Słuszność wywodów Emmel'a odnośnie do czerwonych ciałek krwi potwierdzoną została w ostatnich badaniach Dawson'a oraz Charipper i Dawson'a. Dawson ('28) obserwował

---

dzących z białych ciałek krwi, wyróżnia on (na zasadzie ich przypuszczalnej genezy) 4 typy plastyd: „thrombo —, megakarocytic —, basophilic or lymphoplastids“ (Emmel, '25, str. 31).

charakterystyczne zmiany, jakie zachodzą w jądrzastych czerwonych ciałkach krwi u *Necturusa*, hodowanych w plazmie w ciągu dłuższego okresu czasu. Od 3 dnia hodowli autor obserwował w niej podziały krwinek, obejmujące bądźto równomiernie zaródź i jądro (amitoza), bądź też samą tylko plazmę, a więc prowadzące do wytworzenia bezjądrzastych fragmentów (erytroplastyd). Charipper i Dawson ('28) podnoszą, iż obserwowane supravitalnie przez Dawson'a u *Necturusa* zjawisko daje się wykryć u tego płaza zarówno na rozmazach, jak we krwi świeżej oraz we krwi utrwalonej w całości („fixed whole blood”).

Z przytoczonych wyżej danych z piśmiennictwa wynika, iż sprawa istnienia (a tem samem i klasyfikacji) bezjądrzastych elementów krwi w szeregu kręgowców poza ssakami — nie może być sprowadzoną do zagadnień metodyki hematologicznej („artefakty”), lecz jest zagadnieniem histologii porównawczej ze wszech miar ciekawem i nader aktualnem.

Jest pozatem rzeczą znaną, iż wśród elementów, pochodzących z białych ciałek krwi, Emmel ('25) wyróżnił we krwi płazów ogoniastych (*Urodela*) jedynie: a) płytki krwi czyli tromboplastydy oraz b) zasadochłonne leukoplastydy. Pomijam w tej chwili sprawę słuszności zaliczenia trombocytów do szeregu białych ciałek krwi (Słoniński, '28) oraz nazywania tromboplastyd płytkami krwi, jednak już „a priori” spodziewać się można istnienia typów plastyd nie uwzględnionych przez Emmel'a, jak np. pochodnych leukocytów eozynochłonnych. Toteż w pracy niniejszej pragnąłbym przyczynić się do uzupełnienia wiadomości naszych o bezjądrzaste elementy i ich komórki macierzyste we krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch.

#### *Materiał i metoda.*

Wobec znacznych trudności otrzymania w Europie żywych okazów *Batrachoseps'a*, materiał do pracy niniejszej składał się z 2 rozmazów, zrobionych na szkiełkach podstawowych przez prof. V. E. Emmel'a z Chicago. Cenne te preparaty, podobnie jak i szereg rozmazów, pochodzących również od prof. Emmel'a, a odnoszących się do innego gatunku płaza amerykańskiego, mianowicie: *Amphiuma means* Gard., zawdzięcam uprzejmości D-ra

W. Komockiego, któremu na tem miejscu składam me szczere podziękowanie. Pozatem w celach kontrolnych badałem krew kilku gatunków płazów ogoniastych, łatwo dostępnych u nas, a mianowicie: *Amblystoma tigrinum* Green. *Molge vulgaris* L. i *Salamandra maculosa* var. *taeniata* Laur.

Preparaty krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch. barwione były bądźto metodą panoptyczną Pappenheim'a (May-Grünwald-Giemsa), bądź też posługiwałem się metodą Lepelne'go (dla ujawnienia hemoglobiny) (Słoniński, '27, '28), barwiąc następnie rozmaz błękitem polychromatycznym według Unny (Romeis, '28 § 1139, § 1159).

Rozmazy krwi pozostałych gatunków płazów utrwalane i barwione były obok wyżej wymienionych 2 metod i innymi metodami hematologicznymi, a mianowicie:

Utrwalenie — działaniem gorąca (Ehrlich), alkoholem metylowym, alkoholem etylowym, płynem Werzberg'a etc.

Barwienie — panchromatyczne według Pappenheim'a, kombinacją metody Unny i Ziehl'a, trójkwasem (Triacid) według Ehrlich-Biondi, trójglicerynowym barwikiem według Ehrlich'a etc.

Zgodnie z obserwacjami Maurer'a ('20) i Beyer'a ('21) we krwi salamandry plamistej (*Salamandra maculosa* var. *taeniata* Laur.) wyróżnić mogłem nieliczne krwinki bezjadrzaste, które na zasadzie poprzednich wywodów można uważać za twory, istniejące w warunkach prawidłowych we krwi krążącej w ciele tego płaza. Natomiast elementów bezjadrzastych, pochodzić mogących czy to z białych ciałek krwi (leukoplastydy) czy też z trombocytów (tromboplastydy) nie spotkałem na rozmazach innych gatunków płazów, poza *Batrachoseps attenuatus* Esch.

Wprawdzie nie wolno mi na tej zasadzie zaprzeczyć możliwości znalezienia tych tworów u wymienionych wyżej gatunków, jednak obrazy krwi *Batrachosepsa* są poprostu wyjątkowe, jeżeli chodzi o stosunek procentowy bezjadrzastych elementów do składników komórkowych krwi.

Mikrofotografje, załączone do tej pracy, wykonałem na aparacie poziomym Zeiss'a przeważnie przy użyciu obiektywu immersyjnego Zeiss'a 1/12 i okularu projekcyjnego 4 Leitz'a.

### Obserwacje własne.

Składniki komórkowe, spotykane przeze mnie we krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch. podzielić mogę na:

1) czerwone ciała krwi czyli erytrocyty (według terminologii Minota, '12),

2) komórki wrzecionowate czyli trombocyty, zaliczane zdaniem moim niesłusznie przez Emmel'a do grupy białych ciałek krwi (por. Dekhuyzen, '92; Jordan, '25; Sugiyama, '26 etc.),

3) białe ciała krwi, a mianowicie: a) limfocyty, b) monocyty, c) leukocyty wielojądrzaste, d) granulocyty.

Z elementów bezjądrzastych spotykałem:

1') erytroplastydy,

2') tromboplastydy,

3') leukoplastydy. W ich obrębie wyróżnić mogłem:

a) bezjądrzaste elementy o zarodku zbliżonej do leukocytów wielojądrzastych<sup>1)</sup> (zwłaszcza do „Netzzellen mit netzartiger Plasmastruktur“ Klieneberger'a i Carl'a, '27),

b) granuloplastydy zasadochłonne (opisane przez Emmel'a, '25, jako „basophilic plastids“),

c) granuloplastydy kwasochłonne t. j. elementy bezjądrzaste o ziarnistości eozynochłonnej. O ile mi wiadomo, ta podgrupa plastyd nie była jeszcze wyróżniona we krwi płazów.

Wreszcie pomiędzy wyżej wymienionymi składnikami komórkowymi krwi i ich bezjądrzastymi pochodnymi wyróżnić mogłem sporą ilość wolnych jąder, wśród których dość łatwo można było określić:

1'') wolne jądra, pochodzące z czerwonych ciałek krwi (erytrocytów). Na preparacie barwiowym według Lepenne'go i podbarwianym następnie błękitem polychromatycznym Unny mogłem w nich stwierdzić obecność hemoglobiny.

2'') wolne jądra komórek wrzecionowatych (trombocytów). Jądra te są dosyć znamienne przez swój kształt i budowę oraz nie wykazują odczynu na hemoglobiną w preparacie barwionym jak wyżej.

---

<sup>1)</sup> Bliższe zdefiniowanie i ewentualna klasyfikacja dokładniejsza leukoplastyd wymaga dalszych obserwacji (por. ustęp o „białych ciałkach krwi“).

Jeżeli chodzi o ogólny obraz krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch. — to przedstawia się on w sposób swoisty, a mianowicie przeważają tu, jak to zaznaczyłem na wstępie, postacie bezjądrzastych krwinek (erytroplastydy), bardzo przypominające krwinki („normocyty“) ssaków o wybitnie wyrażonej zmienności kształtu (*poikilocytoza*) i wymiarów (*anizocytoza*). Od krwi jednak człowieka chorego czy też jakiegokolwiek ssaka krew *Batrachoseps*'a wyróżnia się obecnością komórek wrzecionowatych (trombocytów) — jako elementów, występujących we krwi wszystkich kręgowców, poza ssakami <sup>1)</sup>.

Chciałbym zaznaczyć na tem miejscu, iż studjum niniejsze nie można uważać za zakończoną już analizę składników krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch. Mała ta salamandra (żyjąca na brzegach Oceanu Spokojnego w Ameryce Północnej) stanowi obiekt tak niesłychanie ciekawy i ważny z punktu widzenia biologii współczesnej, iż bardziej dokładna analiza składników krwi tego zwierzęcia winna się oprzeć nie tylko na znacznej ilości rozmazów ale także na obserwacjach krwi świeżej i na analizie histologicznej narządów wewnętrznych.

Niestety trudności, związane z otrzymaniem w Europie żywych okazów przedstawicieli rodzaju *Batrachoseps* — stają tymczasem na przeszkodzie w realizacji tego zadania.

### 1. Czerwone ciała krwi.

(Erytrocyty i erytroplastydy).

Zgodnie z obserwacjami Emmel'a ('24) formy jądrzaste krwinek występowały w badanych przez nas rozmazach w różnych stadiach swej cytomorfozy, przyczem poszczególne erytrocyty wybitnie różniły się pod względem kształtu, wymiarów i budowy.

Podczas gdy u innych gatunków płazów można wyróżnić w krwi krążącej w zasadzie 2 formy: okrągłą i owalną (wzgl. jeszcze i stadia przejściowe między niemi) — to u *Batrachoseps attenuatus* Esch. obfitość najprzeróżniejszego kształtu erytrocytów jest cechą nawskroś charakterystyczną.

<sup>1)</sup> Niedawno Kennedy i Climenko ('28) podali, iż trombocyty nie występują we krwi gołębi. Moje obserwacje, zgodne pod tym względem z Fritsch'em, Gordon'em, Klienebergerem i Carl'em, przeczą temu twierdzeniu.



Fränkel ('13), analizując proces tworzenia się krwi u żaby zielonej (*Rana esculenta* L.) podaje, iż u większości krwinek zarówno zarodź jak i jądro mają kształt owalny. W mniejszej natomiast ilości występują u tego zwierzęcia krwinki o kształcie okrągłym lub owalno-okrągłym zarodź i jądra, wykazującego przytem układ promienisty chromatyny. Autor ten stał na stanowisku Pappenheim'a, iż formy owalne uważać należy za stadja ewolucyjnie późniejsze i że powstają one z form okrągłych, nigdy zaś odwrotnie.

Ostatnio podobne dwa typy krwinek wyróżnili u gołębia Kennedy i Climenko ('28). Autorzy ci, zgodnie z wywodami Bizzozero ('80) i Cullen'a ('03), również uważają formy o zarodź i jądrze okrągłym (spotykane w szpiku kostnym) za formy ewolucyjnie młodsze od form owalnych, spotykanych w krwiobiegu tego ptaka. Warto przytem podkreślić, iż form okrągłych w krwiobiegu gołębi autorzy ci nigdy nie obserwowali.

Według Emmel'a ('24) młode erytrocyty (o charakterze erytroblastów) u *Batrachoseps attenuatus* Esch. przedstawiają się, jako postacie sferyczne o jądrze, zajmującym przeważną część komórki. W ciągu dalszej swej cytomorfozy krwinki jądrzaste przekształcają swą postać na bardziej wydłużoną wzgl. owalną. Jądro (początkowo duże i okrągłe) przesuwają się z położenia środkowego ku obwodowi komórki, wykazującej w tym czasie znacznie zwiększoną ilość cytoplazmy.

Obok jednak czerwonych ciałek o kształtach dość prawidłowych, wyróżnić mogłem na swoich rozmazach pewną ilość komórek o kształtach prawie niespotykanych w prawidłowo zrobionych rozmazach krwi u innych gatunków płazów, badanych przezemnie. Są to najprawdopodobniej postacie jądrzastych krwinek, które znajdowały się w chwili dokonywania rozmazu w stadjum fragmentacji zarodź. Już Malassez ('82) wspominał, iż bezjądrzaste normocyty (erytroblasty w terminologii Minot'a oraz Emmel'a) powstają w drodze pączkowania zarodź erytroblastów. Ten punkt widzenia przyjął później Emmel ('14, '24), uznając segmentację zarodź krwinek jądrzastych (erytrocytów), jako zjawisko typowe zwłaszcza dla *Batrachosepsa*. Ostatnio Doan i Sabin ('26) opisali proces fragmentacji czerwonych ciałek krwi u ssaków, jako zjawisko występujące w warunkach prawidłowych i w tej gromadzie zwierząt.

Za dalszy rezultat wspomnianego wyżej procesu uważać można formy erytrocytów o jądrze owalnym, b. zagęszczonym i o małej ilości zarodki. Fot. 2 i 3 przedstawiają właśnie takie krwinki, gdzie cytoplazma w nader skąpej ilości otacza jądro. Są to najprawdopodobniej formy przejściowe do grupy jąder wolnych, wywodzić się mogących z erytrocytów<sup>1)</sup>. Reasumując, możemy tu powtórzyć słowa Emmel'a ('24, str. 355), iż „this great variation in size of the nucleated red corpuscles furnishes a striking deviation from the typical picture of amphibian blood in which the fully differentiated erythrocytes are, on the contrary, quite uniform”. Pamiętać bowiem musimy, iż u wszystkich badanych np. przez Alder'a i Huber'a ('23) gatunków płazów i gadów erytrocyty posiadały stale kształt podłużno — owalny. „Auch im Kernbau und der Kernform lassen sich bei den einzelnen Formen keine neñnenswerten Abweichungen erkennen”. (Alder i Huber '23, str. 7).

Alder i Huber ('23), Emmel ('24), Klieneberger i Carl ('27) i inni stwierdzili zjawiska podziału pośredniego (mitozy) w czerwonych ciałkach krwi, krążących w ciele płazów. Jednak dopiero Dawson ('28) oraz Charipper i Dawson ('28) uzupełnili te wywody, poruszając zagadnienie podziału bezpośredniego (amitozy) krwinek u płazów ogoniastych (*Necturus*). Według Charipper'a i Dawson'a ('28) proces podziału bezpośredniego przebiegać może w dwóch odmianach. Podczas gdy w jednym sprawa rozgrywa się w karjoplazmie, prowadząc do podziału wyłącznie jądra, w drugim dzieli się zarówno jądro jak i zaródź. W pierwszym procesie powstają komórki o 2-jądrach. W drugim komórki wydłużone o charakterystycznym przewężeniu cytoplazmy i delikatnem połączeniu obu części dzielącego się jądra. „Elongated cells with a constriction along their short axes were less frequently observed and in all cases showed a definite filamentous connection between the two halves of the dividing nuclei” (Charipper i Dawson, '28 p. 303). Czasem jednak proces podziału przebiega nieco inaczej, obejmuje bowiem tylko zaródź i powoduje oddzielanie się bezjądrzastych tworów: erytroplastyd.

<sup>1)</sup> Zdaniem Komockiego ('27) u kręgowców zmiennocieplnych (zółwie) z wolnych jąder, pochodzących z erytrocytów, częściowo mogą ponownie powstawać erytrocyty. Przypuszczenie to wymaga oczywiście potwierdzenia.

Autorzy ci podkreślają, iż odnośnych poglądów krytycznych Meves'a ('11) i Weidenreich'a ('03, '05) nie uważają za całkowicie usprawiedliwione<sup>1)</sup>. Opierają się przytem nietylko na własnych obserwacjach, ale także i na pracach szeregu autorów, którzy obserwowali proces podziału bezpośredniego w różnych elementach krwi. Ujmując samo zagadnienie amitozy bardziej ogólnie, Charipper i Dawson przypuszczają, iż w pierwszym typie podziału bezpośredniego czerwonych ciałek krwi ośrodkiem pierwotnej podniety („primary center of activity”) jest jądro, w drugim zaś cytoplazma, natomiast jądro zachowuje się tu raczej biernie („the nucleus is practically passive”). Nieco obszerniej streściłem rezultaty poszukiwań Charipper'a i Dawson'a, gdyż poruszają one zagadnienia ściśle związane z naszym tematem. Do poglądów ich powrócę jeszcze w końcu mej pracy, teraz chciałbym zaznaczyć, iż na rozmazach krwi *Batrachosepsa* również udało mi się znaleźć 2-jądrzaste krwinki. Zgodne to jest pozatem z obserwacjami Klieneberger'a i Carl'a ('27) nad krwią żaby zielonej (*Rana esculenta* L.).

Kończąc rozważania nad czerwonymi ciałkami krwi u *Batrachosepsa* — chciałbym podkreślić znalezienie przezemnie krwinek o konturze owalnym z pozostałością substancji jądrowej w postaci ciałek Jolly'ego. Poszukiwania Emmel'a w tym kierunku dały wynik ujemny: „We have given especial attention to the point involved in Jolly's suggestion regarding the possible intracellular desintegration of the nucleus, but, as already indicated, with negative results”. (Emmel '24 str. 384). Krwinki z pozostałością substancji jądrowej należały do wyjątkowo rzadko występujących postaci<sup>2)</sup>, jednak obecność ich wskazuje, iż obok procesu fragmentacji zarodni możliwym jest u tego płaza proces powstawania bezjądrzastych krwinek i w drodze wewnątrzkomórkowego zaniku (*karjolizy*) substancji jądrowej. Zagadnienie to wymaga jednak dalszych b. wyczerpujących poszukiwań.

<sup>1)</sup> „It seems reasonable to believe that perhaps the reagents used were not entirely to blame for the apparent abnormalities, but that to some small extent the amitotic figures may have been natural occurrences”. (Charipper i Dawson, '28 str. 305)

<sup>2)</sup> Od ciałek Jolly'ego (silnie się barwiących i zbitych) odróżnić należy odmiennej budowy twory (pasorzyty wewnątrzkomórkowe?) spotykane w krwinkach płazów. Bliższa analiza tych ostatnich wykracza poza ramy tej pracy.

## 2. Komórki wrzecionowate i ich pochodne. (Trombocyty i tromboplastydy).

Ze sprawą trombocytów u *Batrachoseps attenuatus* Esch. wiąże się cały szereg zagadnień, których szersze rozwinięcie wymaga specjalnego studjum. Miałem bowiem już możność w jednym z mych komunikatów poprzednich (Słoniński, '28) zauważyć, iż sprawa genezy, budowy i znaczenia tych elementów krwi wciąż jeszcze jest przedmiotem żywej polemiki między autorami.

We krwi *Batrachosepsa* trombocyty należą do dość licznie występujących składników morfotycznych. Osiągają one u tego płaza rozmiary stosunkowo większe od trombocytów *Amphiuma means* Gard. t. j. gatunku, obdarzonego największymi krwinkami w szeregu kręgowców. Szczegół ten godny jest zaznaczenia z racji istnienia w nauce poglądu, wypowiedzianego jeszcze przez Schklawewskiego ('67) oraz Eisen'a ('97) a popieranego ostatnio przez Schilling'a ('21) i Gordon'a ('26), jakoby trombocyty były starzejącymi się krwinkami. Skoro bowiem, jak pisze Schilling ('21): „Die Spindelzelle erscheint wie ein hämoglobinloser gealterter Erythrocyt“ lub jak podaje Gordon ('26 str. 37): „die Gesamterscheinung der Spindelzellen entspricht dem Aussehen physiologisch enthämoglobinisierter, überreifer oder alter Erythrocyten des kernhaltigen Blutes“, możnaby się spodziewać, iż u zwierząt, posiadających znaczniejszych rozmiarów krwinki — winny występować i większe trombocyty.

U większości kręgowców trombocyty mają kształt migdała lub wrzecionka (stąd też i nazwa), jednak u *Batrachoseps attenuatus* Esch. obdarzone są one znacznie większą różnorodnością kształtu (okrągłe, owalne, eliptyczne, wrzecionowate etc.). Swoistą cechą, charakterystyczną dla tych elementów krwi jest znacznych rozmiarów jądro, dość silnie się barwiące barwikami zasadowymi i otoczone nieznaczną tylko ilością zarodki, skupionej (typowo) po obu jego biegunach. W porównaniu jednak z trombocytami innych gatunków płazów (między innymi i amerykańskiego gatunku *Amphiuma means* Gard.) — zarodki jest tu więcej. Odnośnie więc do trombocytów badanego przez nas płaza trudno zastosować określenie Fränkl'a ('13), jakoby: „Die Spindelzellen stellen weder eine besondere Zellart noch einen Seiten-

zweig der Erythrozyten dar, sondern sind von Geburt an defekte Zellgebilde, woher dieser kongenitale Defekt hauptsächlich ihre Protoplasmasubstanz befällt". Przeciwnie raczej przyjąć można, iż są to elementy równowartościowe z innymi składnikami krwi. Na preparacie, barwionym według May — Grünwald — Giemsa, wyróżnić można w trombocytach *Batrachosepsa* brzeżne pasemko ektoplazmy, zabarwione na kolor blade-niebieski i pozbarwione ziarnistości oraz warstwę środkową zarodki (endoplazmę), bogatą w ziarnistość i zawierającą jedną lub też kilka wodniczek. Ziarenka trombocytów mają charakter ziarnistości azurochłonnej, a wśród silnie błyszczących czerwono-purpurowych ziarenek połyskiwać mogą jako ciemniejsze punkciki ziarenka o barwie fioletowej lub niebieskiej. Podobne obrazy widzieli Wright ('10), Emmel ('25) u *Batrachosepsa* oraz Dawson i Spark ('29) u *Necturusa*. Czasem ziarnistość azurochłonna nie jest regularnie zgrupowaną dookoła jądra, lecz skupia się bardziej na jednym z biegunów komórki (porównaj mikrofotogram 4) lub też gromadzi się wybitniej w jednej z wypustek środkowych zarodki.

Eisen ('97) a za nim i Giglio-Tos ('98, '99) znaleźli w trombocytach *Batrachoseps attenuatus* Esch. śródciałka (centrosomy). Według pierwszego z tych autorów trombocyt ma się składać z jądra i 1 lub 2 plasmodiblastów. Każdy z plasmodiblastów zaś składa się z centrosfery, somosfery i centrosomów, które łącznie przekształcać się mogą na swoiste gwiazdziste twory t. zw. „plasmocyty”<sup>1)</sup>. Eisen sądził, iż plasmocyty po oderwaniu się od jądra żyć mogą dłuższy czas, co upoważniło go do traktowania tych elementów za równowartościowe innym składnikom komórkowym, występującym we krwi tego płaza. W dalszym ciągu swych rozważań, Eisen przypuszczał, iż występujące w warstwie ciemniejszej plasmocytów ziarenka są centrosomami, którym wogóle przypisywał nader ważną rolę w procesie tworzenia się omawianych tworów.

Meves ('06) miał możliwość obejrzenia oryginalnych preparatów Eisen'a i w swej pracy podkreśla, iż rysunki Eisen'a odpowiadają naogół widzianym przez niego obrazom. Interpretacja jednak Eisen'a wydawała się Meves'owi zupełnie nieścisłą. Przedewszystkiem nie mógł się Meves upewnić, czy

<sup>1)</sup> por. Hartmann, '25, str. 5 i Bredersen, '27 str. 671.

zagadkowej natury ziarenka odpowiadają istotnie ciałkom środkowym czyli centriolom<sup>1)</sup>. Gdyby ziarenka te w rzeczywistości odpowiadały centriolom, to ułożenie ich na obu biegunach komórki, uważałoby należało za zupełnie wyjątkowe, gdyż w komórce niedzielącej się centriole występują zwykle obok siebie (na jednym polu).

Również i dane Giglio-Tos'a ('98) nie mogły przekonać wyżej cytowanego autora, jakoby „centrosomy” trombocytów były istotnie tworami, odpowiadającymi centriolom. Giglio-Tos obserwował tylko pojedyncze ziarenko, natomiast Meves zaznacza, iż centriole naogół występują jako ziarenka podwójne („diplosomy”). Również i słabe promieniowanie, jakie uczony włoski obserwował dookoła ziarenek nie jest, jak sądzi Meves, argumentem ważkim, skoro występowało ono i naokoło ciałek obcych w zarodku.

Mimo, iż od czasu badań Eisen'a upłynęło już sporo czasu, sprawa struktur, jakie występują na terenie centrosfery w trombocytach płazów, wciąż jest jeszcze zawilem zagadnieniem cytologicznym (por. Dawson i Spark, '29). Ostatnia definicja centrioli, podana przez G. Hertwig'a ('29) brzmi, jak następuje: „Centriolen nennen wir kleine, vorwiegend im Zelleib, mitunter auch im Kern gelegene, *nicht spezifisch färbbare, aber durch aktives Teilungsvermögen ausgezeichnete* (podkreślenie moje), Protomerenmaterial enthaltende Gebilde zumeist von Körnerform, die bei Zellen im Zustand der Mitose an den Spindelpolen gelegen, durch ihre Einwirkung auf das Cytoplasma charakteristische Strukturen, wie Spindeln, Centrosomen, Sphären, Centrodemosomen, Achsenfaden ...erzeugen“. (Cf. Hertwig, '29, s. 230).

Obserwowany przezemnie układ ziarenek w trombocytach bardziej odpowiadał wprawdzie kryterjom Meves'a, niż to podaje Eisen, a mianowicie: 2—3 ziarenka wybitnie azurochłonne (barwienie Pappenheimem), skupione na jednym polu — jednak nie odpowiadał w pełni definicji Hertwig'a. Nie mogłem stwierdzić bowiem zdolności podziałowej ziarenek, występującej w okresie podziału pośredniego (mitozy) komórki. Podziały prze-

<sup>1)</sup> Meves ('06) zwraca uwagę na niewłaściwość terminu „centrosom”, użytego przez Eisen'a. Terminologia naukowa polska nie przewyższyła jeszcze trudności, wynikających z podobieństwa nazw obcych, oznaczających jednak inne pojęcia (por. G. Hertwig, '29 i Szymonowicz, '24).

ziemnie obserwowane w trombocytach należały do typu amitotycznego, przypominając częściowo obrazy, obserwowane w czerwonych ciałkach krwi *Necturusa* (Charipper i Dawson, '28) oraz w hematoblastach (w sensie Hayem'a, '79 — '28) żółwi, opisane przez Komockiego ('26).

Nie chcąc na tem miejscu szerzej omawiać sprawy budowy i podziału jądra w trombocytach — przejdę do poprzednio już wspomnianej kwestji plasmocytów, które wraz z Emmel'em nazywam tromboplastydami. Wobec zaznaczonych wyżej wątpliwości co do obecności centrioli w trombocytach, trudno, przynajmniej przy obecnym stanie wiedzy, określić ich udział w procesie tworzenia się tromboplastyd, a zwłaszcza w sensie poglądów Eisen'a. Jolly ('23) uważa, iż w odrywających się fragmentach zarodki trombocytów, znajduje się nie śródciało, lecz zwyrodniały pączek substancji jądrowej, oderwany od jądra. „Ce bourgeonnement nucléaire dégénératif explique la formation des corpuscules paranucléaires qui existent, non seulement dans les cellules fusiformes, mais aussi dans les hématies des Batraciens et des Reptiles“ (Jolly, '23, vol. I str. 398).

U *Batrachosepsa* ciała Jolly'ego widziałem istotnie w krwinkach i leukocytach, jednak w tromboplastydach występowały ziarenka przedewszystkiem azurochłonne, które nie odpowiadały wspomnianym wyżej tworom.

Co się tyczy budowy i genezy tromboplastyd, to winienem zaznaczyć, iż najprawdopodobniej powstawać one mogą z pączków zarodki trombocytów czyli kom. wrzecionowatych i że odrywać się mogą zarówno na biegunach jak i w części środkowej komórki (por. mikrofotogram 5). Charakter ich cytoplazmy naogół odpowiada zarodki przypuszczalnych ich komórek macierzystych. A więc wyróżnić mogłem jasno niebieską ektoplazmę (przy barwieniu panoptycznym Pappenheim'a), azurochłonne ziarenka, rozrzucone wewnątrz endoplazmy oraz wodniczki (por. rys. 2 d, e, f). Niektóre tromboplastydy nie wykazywały warstwy jasnej, lecz zbudowane były jakby z samej endoplazmy z ziarnistością (rys. 2, f). Wogóle mimo ogólnego podobieństwa, pomiędzy poszczególnymi tromboplastydami zauważyć można było cały szereg przejściowych różnic. Również na mikrofotogramach 14 i 15 widzimy 2 tromboplastydy, różniące się wzajemnym stosunkiem wodniczek do ziarnistości. Podczas gdy tromboplastyda przedstawiona na

mikrofotogramie 14, zawiera nieznaczną ilość wodniczek, w tromboplastydzie, przedstawionej obok, wakuole przeważają. Wodniczki i to w bardzo pokaźnej ilości występować mogły w zarodki samych trombocytów (patrz mikrofotogram 5), jednak stosunkowo liczniej zjawiają się one w obrębie tromboplastyd. To zwakuolizowanie zarodki tromboplastyd przypominało mi nieco obrazy, obserwowane wśród wolno żyjących ustrojów komórkowych, pozbawionych dostatecznej ilości pokarmów lub głodzonych (Słoniński i Zweibaum, '22). Dalszy los odrywającej się tromboplastydy nie jest jeszcze zupełnie wyjaśniony. O ile można opierać się w tym względzie na obserwacji wyłącznie krwi utrwalonej — to bogactwo postaci tromboplastyd mogłoby znaleźć wyjaśnienie w przypuszczeniu, iż oderwana od komórki plastyda przez pewien czas jeszcze „przeżywa” w osoczu i w czasie tym ulega wakuolizacji i dalszemu rozpadowi. Czy w czasie procesu tego, który mógłbym nazwać „plasmomorfozą” (analogicznie do „cytomorfozy” Minot’a, jako sprawy, obejmującej całość przemian komórki), tromboplastyda posiada w dalszym ciągu zdolności żerne (fagocytoza), jak to podaje Eisen — to pozostaje jeszcze kwestią otwartą. Przedewszystkiem może tromboplastyda w chwili odrywania się już zawierać krwinkę (wzgl. jej części), pożartą jeszcze wcześniej przez samą komórkę wrzecionowatą, po drugie musi być wyjaśniona istota ciałek Kurloff’a t. j. tworów, przypominających sflagocytowane krwinki (por. Alexeieff i Joukoff, '28; Jarczyk, '26; Bloom, '28).

W swoim czasie Meves ('06), stał na stanowisku, iż plastosomy Eisen’a, są zwykłymi artefaktami. Opierał się on przytem na obserwacji rozmazów krwi salamandry. „Besonders dann, wenn man einen Bluttröpfchen austreicht<sup>1)</sup>, wird es leicht passieren können, dass von einer solchen am Glas angeklebten Spindelzelle ein Stückchen Protoplasma abreisst. Jedenfalls finde ich in meinen Ausstrichpräparaten nicht selten kleine völlig isolierte Protoplasma Klümpchen von denen ich... behaupten kann, dass sie höchstwahrscheinlich von einer Spindelzelle abstammen” (Meves, '06). Tłumaczenie to jednak nie może już

<sup>1)</sup> W każdym najbardziej udanym rozmazie krwi istnieje pewna ilość sztucznie zmienionych komórek. Obserwacje moje, dotyczące krwi *Batrachosepsa* mają jednak naogół odpowiednik w studjach nad zachowaniem się supravitalnem krwi u innych płazów.



być dziś aktualne, a to wobec stwierdzenia istnienia tromboplastyd we krwi świeżej i utrwalanej „in situ” (E m m e l, '25). Raczej moglibyśmy tu widzieć wspomniany wyżej 2 typ podziału amitotycznego komórek wrzecionowatych w sensie Charipper i Dawson'a ('28) t. j. sprawę podziałową obejmującą tylko cytoplazmę komórki. Bowiem i w tej grupie składników krwi wyróżnić można: a) podział bezpośredni całej komórki, b) komórki dwujądrzaste i c) komórki o dzielącej się tylko zarodki.

Wreszcie interesującym i zasługującym na wymienienie jest fakt, iż zgodnie z moimi dotychczasowymi rezultatami studiów porównawczych nad trombocytami (S t o n i m s k i, '28), w komórkach wrzecionowatych (na preparacie, barwionym według L e p e h n e'go) nie mogłem stwierdzić obecności hemoglobiny<sup>1)</sup>.

### 3. Białe ciała krwi i ich pochodne.

Mimo dość licznego piśmiennictwa, tyającego się krwi płazów, brak nam do tej pory jednolitych zasad klasyfikacji jej składników morfotycznych, a zwłaszcza z grupy białych ciałek. Nie chcąc jednak tej pracy przeładowywać szczegółami z piśmiennictwa, wspomnę tylko o pracach autorów dawniejszych (D e k h u y z e n, '92; N i e g o l e w s k i, '94; G r ü n b e r g, '01; M a x i m o w, '06; H i r s c h f e l d - K a s s m a n n, '08; S a b r a z è s e t M u r a t e t, '08; P e n t i m a l l i, '09; F r e i d s o h n, '10 etc.) i bliżej się zatrzymam dopiero na pracy Alder'a i Huber'a ('23). Autorzy ci wyróżnili we krwi wszystkich badanych gatunków płazów i gadów następujące postacie białych ciałek krwi: wielojądrzaste (obojętnochłonne), eozyno — i zasadochłonne leukocyty, trombocyty, myelocyty i hemocytoasty. Te ostatnie odpowiadać miały limfocytom niektórych autorów (np. F r e i d s o h n'a, '10), podczas gdy myelocyty stanowiły młodociane postacie przyszłych granulocytów (obojętno-, kwaso-, zasadochłonnych). J o r d a n ('25) przyjął odmienny układ w swej interesującej pracy, poświęconej krwi żaby (*Rana pipiens*). Autor ten, jak to zaznaczono wyżej, wyłączył trombocyty z grupy białych ciałek krwi, widząc

<sup>1)</sup> Pożarte przez trombocyty krwinki (?) wykazywały odczyn dodatni na hemoglobinę. Wiąże się to jednak z zagadnieniem ciałek Kurloiff'a i wymaga specjalnych badań porównawczych.

w nich elementy równowartościowe czerwonym i białym ciałkom krwi. W obrębie tych ostatnich Jordan wyróżnił: 1) limfocyty, 2) monocyty i 3) granulocyty (kwaso-, obojętno-, zasadochłonne).

Zarówno Alder i Huber, jak i Jordan przyjmują istnienie u płazów leukocytów obojętnochłonnych, natomiast według Klieneberger'a i Carl'a ('27) występować mają w grupie leukocytów ziarnistych jedynie granulocyty zasado- i kwasochłonne. Autorzy ostatnio wspomniani piszą o „ungranulierten gelapptkernigen Zellen“, spotykanych we krwi żaby zielonej (*Rana esculenta* L.). Istnienie struktury w leukocytach, przypominającej ziarnistości, Klieneberger i Carl ('27, str. 126) opisują następująco: „Öfters lässt sich bei Jennerfärbung, regelmässiger bei Giemsa — oder Triazidfärbung eine Netzstruktur darstellen. Wir haben in den neueren Untersuchungen ungranulierte, polynukleäre Leukozyten und Netzzellen mit netzartiger Plasmastruktur unterscheiden. Die Netzknoten täuschen dann mitunter Granulationen vor“.

Alfejew ('27) dzieli elementy komórkowe krwi żaby trawnej (*Rana temporaria*) na 2 grupy: limfoidalną, czyli bezziaństą oraz myeloidalną, czyli ziarnistą. W grupie elementów, pozbawionych ziarnistości, autor wyróżnia: 1) małe i 2) duże limfocyty (wzgl. i formy przejściowe), oraz 3) komórki, odpowiadające mające „histiocytom“. W grupie zaś elementów z ziarnistością Alfejew odróżnia: 4) specjalne leukocyty („spezielle Leukozyten“), pozbawione wyraźniejszej ziarnistości, 5) eozynochłonne, 6) zasadochłonne leukocyty i 7) leukocyty barwikowe („Pigmentleukozyten“). Podobnie Wituschinski ('28) wyróżnił u ak-solotla (*Amblystoma tigrinum* Green.) w grupie granulocytów obok leukocytów specjalnych i komórki z ziarnistością zasado- i eozynochłonną.

Loewenthal ('28) w swej niedawno opublikowanej monografii białych ciałek krwi stał na stanowisku, iż we krwi płazów brak prawdziwych leukocytów obojętnochłonnych: „En ce qui concerne finalement les *neutrophiles*, on constate, chez les Amphibiens (Grenouille, Salamandre, Triton) ce résultat curieux que le triacide ne révèle pas, dans les cellules à noyau polymorphe ou à plusieurs noyaux, des granulations propres ayant les caractères des neutrophiles“ (Loewenthal, '28, str. 252). Wkrótce jednak po tej publikacji tenże autor, odnośnie do kumki

(*Bombinator pachypus*) stwierdził, iż można w jej krwi wyróżnić prawdziwe leukocyty obojętnochłonne, które stanowią około 5% ogólnej ilości białych ciałek krwi tego płaza.

Jak to już zaznaczyłem wyżej, w obrębie białych ciałek krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch. wyróżnić mogłem następujące elementy komórkowe: a) limfocyty, b) monocyty, c) leukocyty wielojądrzaste i d) granulocyty (kwaso, obojętno —, zasadochłonne). Klasyfikacja ta różni się od podziału Jordan'a ('25) wyróżnieniem obok granulocytów obojętnochłonnych i leukocytów wielojądrzastych.

Do tej ostatniej podgrupy białych ciałek krwi zaliczam leukocyty bez wyraźnej ziarnistości, zwłaszcza zaś komórki, odpowiadać mogące niedawno opisanym przez Klieneberger'a i Carl'a ('27) leukocytom o budowie siateczkowej zarodzi („Netzzellen mit netzartiger Plasmastruktur“). Również i Lewis ('26) wyróżniła obok granulocytów i leukocytów wielojądrzaste, opierając się na obserwacji elementów morfotycznych krwi żaby, hodowanych „in vitro“. Dawson i Spark ('29) wreszcie w swych cytologicznych studiach nad składnikami krwi płaza ogoniastego *Necturus maculosus* wyróżniają w obrębie granulocytów i granulocyty obojętnochłonne. Mimo wszystko jednak stosunek leukocytów obojętnochłonnych do leukocytów wielojądrzastych nie jest jednakowoż całkowicie wyświetlony. W poprzednio już wspomnianej pracy Loewenthal ('28) stoi na stanowisku, iż zarówno budowa, jak i kształt jąder białych ciałek krwi nie mogą być uważane za dostateczne kryteria dla ich klasyfikacji. Bardziej ścisłą natomiast podstawę widzi autor w swoistych właściwościach ziarenek (granul) w nich spotykanych. Niestety, monografia Loewenthal'a opiera się wyłącznie na piśmiennictwie z przed r. 1914, w nowszych zaś pracach wielokrotnie kwestjonowaną jest zasada specyficzności granul. Z niesłychanie obfitego piśmiennictwa, zebranego ostatnio w referacie zbiorowym przez Neumann'a ('28), przytoczę jedynie pracę Mommsen ('27). W myśl bardzo ciekawych badań autorki nie można dziś pojęciom „zasado — i kwasochłonności“ nadawać bardziej istotnego znaczenia („keine absolute Gültigkeit“). Mommsen wykazała bowiem, iż powinowactwo wobec danego typu barwików zależy od koncentracji jonów wodorowych (Ph), użytych do barwienia roztworów. Wchodzi więc tu w grę czynnik zewnętrzny, zupełnie nie związany z naturą chemiczną badanych ziarnistości.

Z elementów komórkowych, zaliczonych do grupy białych ciałek krwi *Batrachosepsa*, wspomnę tylko o limfocytach i monocytach, a to z tego powodu, iż elementy te (przynajmniej na razie) nie wchodzi w rachubę w moim materiale, jako komórki macierzyste dla swoistych bezjądrzastych pochodnych t. j. limfo — wzgl. monoplastyd. W obrębie leukocytów wielojądrzastych wyróżniłem we krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch., jak to już zazaczyłem wyżej, leukocyty o budowie siateczkowej zarodki. Podobne pod względem charakteru zarodki, bezjądrzaste twory (czyli leukoplastydy) wyróżnić mogłem na preparacie, barwionym May-Grünwald-Giemsa. W grupie białych ciałek krwi główną uwagę skierowałem jednak na granulocyty i granuloplastydy eozynochłonne, jako na elementy bliżej nie rozpatrywane przez Emmel'a ('25).

Podobnie, jak u większości kręgowców, leukocyty z ziarnistością eozynochłonną (wzgl. kwasochłonną) łatwo dają się wyróżnić na rozmazach krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch. Ziarenka eozynochłonne są tu znacznych rozmiarów i różnią się znacznie od drobniejszej ziarnistości leukocytów obojętnochłonnych (por. Drzewina, '11, Loewenthal, '27). Na mikrofotogramie 7 widzimy lekko uszkodzony granulocyt eozynochłonny a na oderwanem pasemku cytoplazmy wyróżniające się (jakby perełki nanizane na sznurze) znacznej wielkości owalne ziarenka kwasochłonne.

Pogląd, wypowiedziany w swoim czasie przez Niegolewski'ego ('94), jakoby we krwi płazów (*Amphibia*) brak było wogóle leukocytów eozynochłonnych, tłumaczyć sobie możemy błędami obserwacji autora. Do dziś dnia jednak nie mamy bardziej dokładnych danych, wskazujących na udział procentowy leukocytów o ziarnistości eozynochłonnej w ogólnym obrazie białych ciałek krwi u płazów. Według danych Loewenthal'a ('27) u traszki granulocyty eozynochłonne stanowią zaledwie 1,4% ogólnej ilości białych ciałek krwi, u salamandry zaś występują liczniej, a mianowicie osiągają 4,4% (zasadochłonne granulocyty u traszki 2,7%, u salamandry 4,07%). W moim materiale (zbyt skąpy dla dokładniejszych obliczeń procentowych) granulocyty kwasochłonne nie ustępowały co najmniej ilościowo granulocytom zasadochłonnym, co zgodne jest (jeżeli chodzi o salamandry) z obliczeniami Freidsohn'a ('10) i Loewenthal'a ('27).

Na preparacie, barwionym metodą panoptyczną według P a p e n h e i m'a, cytoplazma granulocytów eozynochłonnych wykazuje zabarwienie niebieskie, zwłaszcza tam dobrze widoczne, gdzie istnieje wolna przestrzeń między poszczególnymi ziarenkami. Na mikrofotogram. 11 widzimy, jak przesunięte ku obwodowi ziarenka odcinają się od reszty ziarnistości, a robiąca wrażenie łuki przestrzeń w istocie wypełniona jest ową błado-niebieską zarodzą. Obserwacje te są w zgodzie z pracami Weidenreicha ('09) oraz Jacobstahla ('21), którzy zarodki leukocytów eozynochłonnych przypisują charakter zasadochłonnej substancji.

Według Maximow'a ('06) jądra leukocytów eozynochłonnych mają najczęściej kształt nerkowaty. Podobne jądra spotykałem i w granulocytach eozynochłonnych u *Batrachosepsa*, co zresztą jest widoczne na mikrofotogramie 7. Freidsohn ('10) w swej wyczerpującej pracy nad morfologią krwi płazów podkreśla słuszność wywodów Weidenreich'a, jakoby jądra leukocytów eozynochłonnych charakteryzowały się mniejszym bogactwem kształtów w stosunku do jąder leukocytów wielojądrzastych. O jądrach granulocytów płazów (gołab) Kennedy i Climenko ('28) piszą w sposób następujący: „The nucleus is usually spherical, but is occasionally polymorphic, having two lobes, but never more than two. The lobes are joined by a fairly heavy band of chromatin, which gives the appearance Bizzozero and Torre have aptly described as a „spectacle — shaped“ nucleus. Cullen states that the spherical form represents an early stage in the development of the polymorph variety, and the results of the present investigation concur with this view”. Jeżeli porównamy te dane z własnymi obserwacjami, to rzeczą znaną będzie silniej zaznaczona płatowość jąder w leukocytach eozynochłonnych badanego płaza. Ilość płatów może tu dochodzić do 5. Naogół jednak granulocyty eozynochłonne posiadają jądra słabiej posegmentowane, niż granulocyty obojętnochłonne i leukocyty wielojądrzaste. Poszczególne segmenty są przytem większe i bardziej zaokrąglone (por. Alder i Huber, '23). Zarodek występuje w granulocytach eozynochłonnych *Batrachosepsa* w stosunkowo sporej ilości, w porównaniu jednak z granulocytami tegoż typu człowieka jest jej jakby mniej, a to wskutek znacznie większej ilości substancji jądrowej (porówn. mikrofotogr. 7, 8, 9, 10 i 11. Tabl. II). W cytoplazmie, powlekającej płyty substancji jądrowej, spotykamy mniej-

sza ilość ziarenek, niż w częściach między niemi, co najprawdopodobniej wiąże się z mniejszą grubością samej warstwy zarodni. Na załączonych mikrofotogramach widać, iż poszczególne ziarenka są różnej wielkości i kształtu (okrągłe, owalne i wydłużone), co w zgodzie jest z naturą płynną tej substancji, określonej w polu ciemnem przez Wallgren'a ('26).

Z całego szeregu zagadnień mikrochemicznych, mogących dotyczyć istoty ziarnistości eozynochłonnych, poruszę na tem miejscu jedynie sprawę obecności lub nieobecności w nich hemoglobiny.

Wybitne powinowactwo ziarnistości kwasochłonnej względem eozyny (która użyta być może, jako odczynnik na hemoglobinę), naprowadziło wielu dawniejszych autorów na myśl o wspólności chemicznej ziarnistości  $\alpha$  — z tym ważnym barwikiem ustrojowym. Jeszcze Pouchet ('79) opisywał we krwi traszki leukocyty o dużych ziarenkach, utworzonych wprost z substancji hemoglobinowej („leucocytes à grosses granules de substance hémoglobique“). Ehrlich a z nim z polskich autorów Przewoski ('96) podkreślali, że barwiki kwaśne barwią w sposób podobny, lecz nie indentyczny  $\alpha$  — ziarnistości i hemoglobinę. Wolff ('00) podał cały szereg różnic między ziarnistością leukocytów kwasochłonnych a wspomnianym wyżej barwikiem. W ciągu długiej polemiki, jaka toczyła się między badaczami w tej sprawie, jedni starali się dowieść, iż ziarnistość eozynochłonna nie ma nic wspólnego z hemoglobiną, inni, a zwłaszcza Weidenreich ('11) i Badertscher ('13) sądzili, iż przedstawia ona produkt rozpadowy hemoglobiny krwinek. W swej niedawno opublikowanej książce Nikołae w ('27) w dalszym ciągu stoi na stanowisku Weidenreicha, uważając, iż ziarnistość eozynochłonna jest niczem innem, jak odłożoną w postaci ziarenek sfagocytozowaną przez komórki hemoglobiną krwinek (Nikolaew, '27 str. 66).

Dla rozstrzygnięcia tego wciąż jeszcze aktualnego pytania użyłem metody Lepehne'go, opartej na odczynie Madelung'a, która kilkakrotnie dawała mi dobre rezultaty w mych dotychczasowych poszukiwaniach (Słoniński, '27, '28).

Odnośnie do ziarnistości eozynochłonnych u *Batrachoseps attenuatus* Esch. dała mi ona rezultat negatywny, co w zgodzie jest, między innemi, z pracą Ringoen'a ('21) nad krwią ssaków. Sterling-Okuniewski ('24), nie mógł udowod-

nić „in vitro” pochodzenia ziarnistości eozynochłonnych z hemoglobiny, względnie wykryć jakiegoś wzajemnego stosunku obu tych substancji względem siebie. Wypowiada się więc przeciw słuszności teorii Weidenreich'a.

Również z nazwiskiem ostatnio wspomnianego uczonego niemieckiego związana jest sprawa obecności centrioli w leukocytach eozynochłonnych (Weidenreich, '08). Autor ten opisuje je pod postacią 2 okrągłych lub owalnych tworów (przeważnie równej wielkości), występujących na jaśniejszym polu i łączących się czasem delikatnym mostkiem.

Na ryc. 1 widzimy 2 ziarenka azurochłonne w leukocycie eozynochłonnym *Batrachosepsa*, mogące odpowiadać obrazom Weidenreich'a. Jak to jednak zaznaczyłem przy rozpatrywaniu komórek wrzecionowatych, sprawa istnienia centrioli i ich stosunku

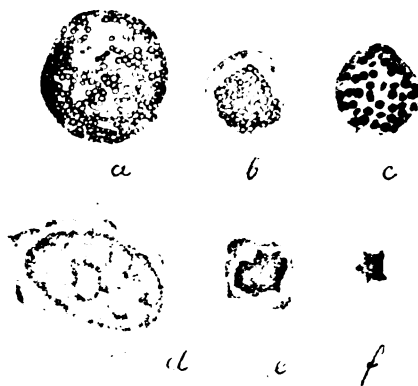


Rys. 1. Granulocyt eozynochłonny, (barwienie May — Grünwald — Giemsa). Immersja '12 Zeissa, Ok. rys. IV.

do innych struktur należy do niewyświetlonych jeszcze zagadnień cytologicznych.

Pomiędzy granulocytami kwasochłonnymi spotkałem kilka komórek, które wskazywałyby mogły, że i w obrębie tych leukocytów zachodzić może amitoza. Mikrofotogram 17 przedstawia właśnie taki równomiernie się dzielący granulocyt eozynochłonny. Nie bez znaczenia dla tej sprawy będą obserwacje Jordan'a ('25) nad zachowaniem się supravitalnym granulocytów eozynochłonnych u *Rana pipens*: „Bilobed eosinophils also are common. Such a cell may have its two approximately equal lobes connected by a long, only very slender, bridge of cytoplasm. The nucleus may stretch from one lobe to the other, or more commonly be located in only one of the lobes. The granules may begin to move from the nucleated lobe into the opposite lobe, forming thus a very unequally bilobed cell with the granules

segregated in the larger lobe, the nucleus restricted to the smaller lobe". Obserwacje tego autora, wskazujące na bogactwo kształtów granulocytów, przyczynić się mogą jednocześnie do wyjaśnienia genezy eozynochłonnych plastyd, po raz pierwszy opisywanych przeze mnie w tej pracy. Analogiczne bowiem obserwacje Dawson'a ('28), dotyczące się zachowania supravitalnego czerwonych ciałek krwi, doprowadziły Charipper i Dawson'a ('28) do wykrycia erytroplastyd we krwiobiegu *Necturusa* i do stwierdzenia podziału amitotycznego krwinek u tego zwierzęcia. Jeżeli bowiem część granulocyty straci kontakt z częścią, zawierającą jądro — otrzymamy bezjądrzasty twór: granuloplastydę, genetycznie związaną z leukocytem o ziarnistości eozynochłonnej.



Rys. 2. Granuloplastydy (a i b kwasochłonne, c — zasadochłonna) i tromboplastydy (d, e, f) z krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch. (barwienie May — Grünwald — Giemsa).

Na ryc. 2-giej widzimy przedstawione 2 eozynochłonne granuloplastydy (a, b) obok zasadochłonnej (c) i 3 tromboplastyd (d, e, f). W stosunku do tych ostatnich granuloplastydy różnią się wybitnie wielkością zawartych w nich ziarnistości. Na mikrofilmie 16, przedstawioną jest eozynochłonna granuloplastyda z nader charakterystyczną ziarnistością. Hyaloplazma tych plastyd ma zabarwienie niebieskie, wykazując w ten sposób zgodność z charakterem zarodki komórek macierzystych.

W swoim czasie Fränkel ('13) wspomniał, iż niektóre składniki komórkowe krwi mogą pożerać ziarnistości eozynochłonne. W konsekwencji tego poglądu możnaby przyjąć, iż ziarnistość



eozyPOCHłonna mogłaby się dostać do tromboplastyd, które jako twory, występujące licznie, w pierwszym rzędzie mogłyby wchodzić w rachubę. Mimo całej zmienności obrazów tromboplastyd (por. mikrofotogr. № 14 i 15 i rys. 2 d, e, f) nie widziałem ani form przejściowych między nimi a granuloplastydami, ani też form obładowanych ziarnistością eozyPOCHłonną.

Pozostaje mi jeszcze wspomnieć na tem miejscu o zasadoCHłonnych granulocytach i odpowiadającym im plastydach. Elementy te bliżej opisał Emmel ('25) i obserwacje moje niewiele mogą tu dorzucić nowego. Ostatnio Jordan i Speidel ('29), omawiając genezę granulocytów u jaszczurki amerykańskiej *Phrynosoma solare*, podkreślają istnienie form przejściowych między granulocytami zasado — i kwasochłonnymi.

Według tych autorów wiele z pośród granulocytów zasadoCHłonnych odpowiadałoby leukocytom eozyPOCHłonnym, cofniętym w rozwoju, a mianowicie takim komórkom, w których „the granules failed to ripen properly”. Przemiana jednak ziarnistości granulocytów należy jeszcze do zagadnień niewyświełlonych. Wolno nam natomiast uważać granuloplastydy kwasochłonne za twory analogiczne do „basophilic plastids” Emmel'a i spodziewać się, że składniki te uda się wykryć i w krwi świeżej *Batrachosepsa*.

#### *Uwagi końcowe.*

Spróbujmy zestawieć swoiste cechy obrazu krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch. Wyrażają się one przedewszystkiem:

a) w przewodze bezjądrzastych krwinek (erytroplastyd) nad formami jądrzastymi (erytrocytami). Pierwsze charakteryzują się wielką nieregularnością kształtu i wielkości (poikilocytoza i anizocytoza), drugie niespotykaną (u niższych kręgowców) zmiennością postaci i wielkości,

b) komórki wrzecionowate (trombocyty) również wykazują bogactwo różnych postaci. Odpowiadające im elementy bezjądrzaste (tromboplastydy), występują w ilości mniejszej, niż erytroplastydy, ale są jeszcze dość liczne. Te pierwsze, mimo ogólnej zgodności budowy, różnić się mogą wielkością, kształtem i udziałem składników cytoplazmatycznych,

c) w grupie białych ciałek krwi obserwować można daleko idącą różnorodność postaci i budowy poszczególnych komórek. Leukocyty wielojądrzaste posiadać mogą 6 — 7 płatów jądra, granulocyty eozynochłonne 4. Leukoplastydy występują najmniej licznie i mogą posiadać ziarnistości (granuloplastydy zasado — i kwasochłonne)<sup>1)</sup>,

d) we wszystkich 3 wyżej wymienionych grupach ciałek krwi stwierdzono istnienie procesów podziałowych, obejmujących bądźto równomiernie zarodek i jądro (podziały amitotyczne), bądź też tylko jądro (krwinki i trombocyty dwujądrzaste), lub tylko zarodek (segmentacja erytrocytów, trombocytów i leukocytów).

Jak to zaznaczyłem wyżej, Charipper i Dawson ('28) łączą wszystkie te sprawy podziałowe w jedną całość, podkreślając przytem znaczenie poglądu Wilson'a ('25), ujmującego amitozę, jako dowód daleko idącej specjalizacji i zwiastującą śmierć komórki.

Istotnie łączność spraw podziałowych zarodki wzgl. jądra z amitozą ma swoje reminiscencje w rozwoju terminologii samego podziału bezpośredniego komórki. Van Beneden mówił o amitozie, jako poprostu o „fragmentation du noyau“, Arnold pisał o „direkte Segmentierung“ lub „Fragmentierung“, O. Hertwig zaś określał ją jako „Kernzerschnürung“. Tak więc dla określenia podziału amitotycznego (Flemming) użyte były w swoim czasie te same terminy, które dziś są aktualne dla oznaczenia spraw podziałowych cyto — wzgl. karjoplazmy. Widząc jednak związek tych spraw, nie musimy zmieniać sensu terminu amitozy dla objęcia nim wspomnianych wyżej częściowych procesów podziałowych. Rezultat bowiem bezpośredniego podziału komórki jest inny, gdy obejmuje on równomiernie zarodek i jądro, aniżeli gdy przebiega wyłącznie w obrębie jądra czy też zarodki. Dla tych ostatnich spraw należałoby utrzymać termin segmentacji wzgl. fragmentacji. Tak więc w drodze cytoplazmatycznej segmentacji powstawać będą najprawdopodobniej wyróżnione wyżej 3 typy bezjądrzastych tworów (plastyd) we krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch. W drodze karjoplazmatycznej fragmentacji (wzgl segmentacji) powstają dwujądrzaste postacie erytrocytów, komórek wrzecionowatych (trombocytów) etc.

<sup>1)</sup> por. ustęp o białych ciałkach krwi.

Przy tej sposobności pozwolę sobie przypomnieć stare określenie Ziegler'a ('91), iż: „Die amitotische Kernteilung (vorzugsweise, vielleicht ausschliesslich) bei solchen Kernen vorkommt, welche einem ungewöhnlich intensiven Secretions oder Assimilations — process vorstehen“. Określenie to nasuwa nam na myśl przypuszczenie, iż wszystkie, tak charakterystyczne sprawy podziałowe zarodki i jądra składników komórkowych krwi *Batrachosepsa* są wyrazem wzmożonej czynności tych elementów. Prowadzą bowiem one do zwiększenia powierzchni, a wiemy, jak wielką rolę odgrywają sprawy powierzchniowe dla dynamiki ustroju. Za tem przemawia również i wielka zmienność postaci poszczególnych ciałek krwi (por. Dawson i Spark, '29).

Wreszcie kilka słów poświęcić należy i fizykochemicznej stronie zjawiska segmentacji zarodki składników komórkowych krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch. Wiadomo nam bowiem, iż w ustroju ludzkim pod wpływem różnych czynników chorobowych następować może rozpad ciałek krwi, jak to np. w włośnicy (*trichinosis*) specjalnie dotyczy leukocytów eozynochłonnych. Ponadto znana jest w stanach ogólnych zatruc wędrowka zupełnie obcych dla krwiobiegu komórek. Ten proces, powstający na drodze wewnątrznaczyniowej „desquamacji“, nazywa Durante ('28) „vagabondage cellulaire“ i przypisuje mu specjalną rolę w sprawach wydzielania wewnętrznego i zjawiskach odpornościowych. Widzimy, iż pewne czynniki, bliżej nam jeszcze nieznane, powodują rozierwanie normalnych zespołów czy to w obrębie poszczególnych komórek, czy też połączeń międzykomórkowych. Uwolnione elementy, wtrącone do krwiobiegu, dają się następnie wykryć w analizie mikroskopowej krwi.

Wiadomo pozatem (Seifriz, '26 i inni), iż błona erytrocytów, podobnie jak i inne składniki wewnątrzkomórkowe, może zmieniać w warunkach prawidłowych swój stan fizyczny. Zmiany te są odwracalne i ze stanu pół-sztynnego („halb-starren Zustand“ Seifriz) błonka przechodzić może w stan b. miękki, proces zaś ten umożliwia krwinkom zmianę ich kształtu, mimo znacznej zresztą sprężystości błonki.

Wspomniany wyżej proces fragmentacji elementów komórkowych krwi, jak również odrywanie się całych kompleksów komórkowych wskazywać może na nasilenie procesów „rozpływania“ się koloidów wzgl. na charakter trudniejszej odwracalności tych

przemian. Wydaje się nam słusznem podkreślić, iż obok różnic ustrojowych, związanych czy to z zatruciem, czy też ze sprawą ustrojową nieznanego jeszcze charakteru, winne być wzięte pod uwagę i swoiste różnice gatunkowe. Zwłaszcza u niektórych płazów (*Batrachoseps attenuatus* Esch.) „płynność” koloidów elementów komórkowych krwi wyrażoną być może, w warunkach prawidłowych ustroju, w stopniu wybitniejszym, niż u przedstawicieli innych gatunków. Morfologicznym wyrazem tej właściwości komórek krwi będzie występowanie w krwiobiegu znacznej ilości bezjądrzastych fragmentów (plastyd), najprawdopodobniej powstających w drodze segmentacji cytoplazmy.

#### *Streszczenie wyników.*

Dotychczasowe obserwacje autora nad składnikami komórkowymi i ich pochodnymi we krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch. można streścić następująco:

1) We krwi wyżej wymienionego gatunku płaza ogoniastego (*Urodela*) wyróżnił autor 3 typy bezjądrzastych elementów, analogicznie do 3 grup składników komórkowych krwi, a mianowicie: a) erytroplastyd, b) tromboplastyd i c) leukoplastyd.

W obrębie tych ostatnich autor wykrył po raz pierwszy we krwi płazów istnienie kwasochłonnych plastyd. Ponadto opisał dokładniej granulocyty kwasochłonne, bliżej nie badane przez poprzednich autorów.

2) W pracy powyższej zostały potwierdzone obserwacje Emmel'a nad znaczeniem segmentacji zarodki składników komórkowych krwi dla genezy wspomnianych wyżej bezjądrzastych tworów (plastyd). Jednocześnie podkreślono możliwość częściowej genezy bezjądrzastych krwinek i w drodze zaniku substancji jądrowej, a to na zasadzie wykrycia czerwonych ciałek krwi z ciałkami Jolly'ego.

3) Obok stwierdzenia segmentacji zarodki, spotykanej we wszystkich 3 grupach składników komórkowych krwi, zauważył autor istnienie dwujądrzastych krwinek i trombocytów oraz występowanie podziałów bezpośrednich (amitozy) w obrębie trombocytów oraz granulocytów obojętno — i kwasochłonnych.

4) Proces segmentacji zarodki, specjalnie wyraźnie występujący w erytrocytach, trombocytach i granulocytach *Batrachosepsa*,

uważany jest przez autora za przejaw swoistych różnic stanu koloidalnego składników krwi tegoż zwierzęcia i traktowany jako przystosowanie, prowadzące do zwiększenia powierzchni czynnej tych elementów.

5) Autor nie mógł wykryć ani w obrębie komórek wrzecionowatych (trombocytów), ani w ziarnistości eozynochłonnej granulocytów obecności hemoglobiny, posługując się metodą benzydynamą.

#### OBJAŚNIENIE TABLIC.

Wszystkie mikrofotogramy dotyczą krwi *Batrachoseps attenuatus* Esch., barwionej na rozmazie (za wyjątkiem fotog. 3) metodą panoptyczną Pappenheim'a. Mikrofot. 3 dotyczy preparatu, barwionego według Lepehne'go i podbarwionego błękitem polychromatycznym Unny. Na wszystkich mikrofotogramach obok wybranych składników widoczne są w otoczeniu krwinki bezjądrzaste (erytroplastydy).

#### Tablica I.

- Fot. 1. Krwinka jądrzasta (erytrocyt) ze znaczną ilością zarodki.  $\times 1180$ .
- Fot. 2. Krwinka jądrzasta (erytrocyt) o wąskim pasemku cytoplazmy oraz krwinki bezjądrzaste (erytroplastydy).  $\times 1250$ .
- Fot. 3. Krwinka jądrzasta (erytrocyt), wykazująca w skąpej ilości zarodki odczyn dodatni na hemoglobinę (barwienie Lepehne — Unna).
- Fot. 4. Komórka wrzecionowata (trombocyt) ze skupieniem ziarnistości azurochłonnej na jednym z biegunów komórki.
- Fot. 5. Komórka wrzecionowata (trombocyt) z wodniczkami w zarodki.
- Fot. 6. Komórka wrzecionowata (trombocyt) z odrywającą się w części środkowej komórki tromboplastydą.

#### Tablica II.

- Fot. 7. Granulocyt kwasochłonny (lekko uszkodzony) i leukocyt wielojądrzasty (na prawo).  $\times 1320$ .
- Fot. 8, 9, 10, 11. Różne postacie granulocytów kwasochłonnych, (na fot. 11 widać obok jądra jasną smugę hyaloplazmy).  $\times 1200$ .

## Tablica III.

- Fot. 12. Komórka wrzecionowata (trombocyt) i tromboplastyda z wybitną ziarnistością azurochłonną.
- Fot. 13. Granuloplastyda kwasochłonna.
- Fot. 14 i 15. Tromboplastydy.
- Fot. 16. Granuloplastyda kwasochłonna (silniejsze powiększenie).
- Fot. 17. Granulocyt kwasochłonny w stadium końcowem podziału bezpośredniego.  $\times 1760$ .

## PIŚMIENNICTWO.

- Alder A. und E. Huber 1923. Untersuchungen über Blutzellen und Zellbildung bei Amphibien und Reptilien. Folia Haem. (Arch), Bd. 29, S. 1—22.
- Alexeieff A. et N. Joukoff 1928. Recherches expérimentales sur les corps de Kurloff. Cpt. rend. Soc. Biol., T. 98, p. 446—448.
- Alfejew S. 1927. Beiträge zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindegewebes. V. Über die entzündliche Histogenese des Bindegewebes beim Frosche (*Rana temporaria*). Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 9, S. 234—302.
- Badertscher J. A. 1913. Muscle degeneration and its relation to the origin of eosinophile leucocytes in amphibia (*Salamandra atra*). Amer. Journ. of anat., vol. 15.
- Beyer W. 1921. Über kernlose rote Blutkörperchen bei Amphibien. Jen. Zeitschr. f. Natur., Bd. 57, S. 491—512.
- Bizzozzero G. 1890. Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarkes bei den Vögeln. Arch. f. mik. Anat., Bd. 35, S. 424.
- Bloom W. 1928. Zur Frage der Kurloffkörper. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 13, S. 329—342.
- Brodersen J. 1927. Blut. Handbuch d. mikr. Anat. d. Menschen, herausg. v. W. v. Möllendorff, Bd. 2, S. 584—678, Berlin, J. Springer.
- Bunting C. H. 1928. The granular leucocytes. Special Cytology, edit. by E. V. Cowdry, Vol. 1, p. 303—424, New-York, P. Hoeber.
- Charipper H. A. and A. B. Dawson 1928. Direct division of erythrocytes and the occurrence of erythroplastids in the circulating blood of *Necturus*. Anat. Rec., vol. 39, p. 301—313.
- Chlopin N. und Chlopin A. 1925. Studien über Gewebeskulturen im artfremdem Blutplasma, III—IV Teil, Arch. f. exp. Zellforsch., Bd. 1, S. 193—250.

- Cullen F. K. 1903. A morphological study of the blood of certain fishes and birds... Johns Hopkins Bull., vol. 14.
- Danchakoff V. 1908. Untersuchungen über die Entwicklung des Blutes und Bindegewebes bei Vögeln. I. Die erste Entwicklung der Blutzellen bei Hühnerembryo und der Dottersack als blutbildendes Organ. Anat. Hefte, Bd. 37.
- Dawson A. B. 1928. Changes in form (including direct division, cytoplasmic segmentation, and nuclear „extrusion“ of the erythrocytes of *Necturus* in plasma. Amer. Journ. of anat., vol. 42, p. 139 - 153.
- Dawson A. B. and Ch. Spark 1929. The reaction of the segregations apparatus of the thrombocytes and leucocytes of the blood of *Necturus* to neutral red and to prolonged exposure to osmic acid. Anat. Rec., vol. 41, p. 335—358.
- Dekhuyzen M. C. 1892. Ueber das Blut der Amphibien. Verh. d. anatom. Gesellsch., Wien, Anat. Anz., Bd. 7.
- Doan Ch. and F. R. Sabin 1926. Normal and pathological fragmentation of red blood cells, the phagocytosis of these fragments by desquamated endothelial cells of the blood stream etc. Journ. of exp. med., Vol. 43, p. 839— 850.
- Drzewina A. 1911. Contribution à l'étude des leucocytes granuleux du sang des Poissons. Arch. d'Anat. micr., T. 13.
- Durante G. 1928. Vagabondage cellulaire, Presse med., T. 36, p. 808—811.
- Eisen G. 1897. Plasmocytes; the survival of centrosomes and archoplasmata of the nucleated erythrocytes. Proc. of the Calif. Acad. of scienc., 3 series. (Zoology) vol. I (1897—1899), № 1.
- Eisen G. 1899. On the Blood-Plats of the Human Blood, with Notes on the Erythrocytes of *Amphiuma* and *Necturus*. Journ. of Morphol., Vol. 15.
- Engel C. S. 1894. Die Blutkörperchen in bebrüteten Hühnerei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 44.
- Engel C. S. 1906. Über kernhaltige rote Blutkörperchen und deren Entwicklung. Deutsch. med. Wochenschr., Jg. 32, Nr. 29.
- Engel C. S. 1915. Über die Gesetzmässigkeit in der Anfeinanderfolge der Erythrozyten während des embryonalen Lebens der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 86.
- Fränkel L. 1913. Zur Blutbildung beim Frosche (*Rana esculenta*) nebst einem Anhang über die Histogenese und Bedeutung der Spindelzellen. Folia Haem., Bd. 17 (Arch.), S. 1—103.
- Freidsohn A. 1910. Zur Morphologie des Amphibienblutes. Zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Differenzierung der Lymphocyten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75, S. 435—471.
- Giglio-Tos E. 1897. La struttura e l'evoluzione dei corpuscoli rossi del sangue nei vertebrati. Mem. d. R. Accad. d. Scienze di Torino, ser. 2, T. 47.

- Giglio-Tos E. 1897. La structure et l'évolution des corpuscles rouges du sang chez les vertébrés. Arch. Ital. de Biologie, T. 27, p. 110—121.
- Giglio-Tos E. 1897. Plasmociti di Eisen. Anat. Anz., Bd. 14, S. 81—88.
- Giglio-Tos E. 1898. Trombociti degli Ittiopsidi e dei Sauropsidi. Mem. d. R. Accad. d. Scienze di Torino, ser. 2, T. 48.
- Giglio-Tos E. 1899. Dei corpuscoli rossi del sangue nel *Batrachoseps attenuatus* Esch. Anat. Anz., Bd. 15, S. 293—298.
- Gordon L. 1926. Untersuchungen über die Spindelzellen im Blute von Tieren mit kernhaltigen roten Blutzellen, ihre eigentliche Gestalt, Abstammung und funktionelle Bedeutung. Virch. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol., Bd. 262, S. 19—38.
- Gorecki Z. i Słonimski P. 1925. O barwieniu krwi za pomocą Sudanu III. Medyc. Dośw. i Społecz., T. 4, s. 250—259.
- Grünberg C. 1901. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Leukocyten. Virch. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol., Bd. 163.
- Hayem G. 1879. Arch. de Physiol. norm. et pathol. Série 2, t. 6, Ann. II.
- Hayem G. 1928. Examen critique de quelques travaux sur l'anatomie et sur la physiologie de l'hématoblaste (Troisième élément du sang). Sang, T. 2, p. 109—165.
- Hertwig G. 1929. Die lebendige Masse. Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen, herausg. v. W. v. Möllendorff, Bd. 1. S. 1—429.
- Hirschfeld-Kassmann H. 1908. Beiträge zur vergleichende Morphologie der weissen Blutkörperchen. Inaug. Diss. Berlin.
- Jacobstahl E. 1921. Über Phagocytoseversuche mit Myeloblasten, Myelocyten und eosinophilen Leukocyten (mit Bemerkungen über den feineren Bau der eosinophilen Leukocyten). Virchow's Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol., Bd. 234.
- Jarczyk K. 1926. Sur les corps de Kurloff. Cpt. rend. de la Soc. de biol., T. 95, p. 641—643.
- Emmel V. E. 1914. Concerning certain cytological characteristics of the erythroblasts in the pig embryo and the origin of non-nucleated erythrocytes by a process of cytoplasmic constriction. Amer. Journ. of anat., Vol. 16, p. 127—194.
- Emmel V. E. 1920. The erythrocytic and leucocytic elements in the blood of *Batrachoseps attenuatus*. Anat. Rec., vol. 18, p. 238 (Abstract).
- Emmel V. E. 1921. Haematological and respiratory conditions in the larval stages of the lungless amphibians, *Batrachoseps attenuatus* and *Aneides lugubris*. Anat. Rec., Vol. 21, p. 56 (Abstract).
- Emmel V. E. 1924. Studies on the non-nucleated cytoplasmic elements of the blood II. The occurrence and genesis of non-nucleated erythrocytes or erythroplastids in vertebrates other than mammals. Amer. Journ. of anat., vol. 33, p. 347—405.
- Emmel V. E. 1924. The non-nucleated cytoplasmic elements or plastids in the blood of vertebrates. Anat. Rec., vol. 27, p. 203 (Abstract).



- Emmel V. E. 1925. Studies on the non-nucleated cytoplasmic elements of the blood III. Leucoplastids or non-nucleated leucocytic derivatives in vertebrates other than mammals. *Amer. Journ. of anat.*, vol. 35, p. 31—61.
- Emmel V. E. 1925. The non-nucleated cellular elements of the blood. *Science*, vol. 61, p. 393—396.
- Jolly J. 1904. Recherches experimentales sur la division indirecte des globules rouges. *Arch. d'Anat. microsc.*, T. 6, p. 455.
- Jolly J. 1923. *Traité technique d'Hématologie*, Paris, A. Maloine et Fils, Ed.
- Jordan H. E. 1925. A study of the blood of the leopard frog, by the method of supravital staining combined with the injection of India ink into the dorsal lymph sac, with special reference to the genetic relationships among leucocytes. *Amer. Journ. of anat.* Vol. 35, p. 105—132.
- Jordan H. E. and C. C. Speidel. 1929. Blood-cell formation in the horned toad, *Phrynosoma solare*. *Amer. Journ. of anat.*, Vol. 43, p. 77—101.
- Karpow W. 1898. О прямом делении ядра въ тканевыхъ клеткахъ, I—II сообщ. *Известия Моск. Сельскохоз. Инстит.*, T. 4.
- Komocki W. 1926. Etudes cytologiques et hématologiques; nouvelles recherches sur la nature des granulations dans les leucocytes et sur l'origine des plaquettes des mammifères. Transformation des hémoblastes en érythrocytes dans le sang de la tortue. L'absence vrai — semblable des leucocytes dans le sang des poissons et des invertébrés. *Arch. d'anat. microsc.*, T. 22, p. 266—289.
- Komocki W. 1927. Über die biologische Bedeutung des Zellkernes. I. Über die Abstammung der Erythrocyten der niederen Wirbeltiere von den sogenannten nackten Kernen. *Virch. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.*, Bd. 265, S. 514—523.
- Kennedy W. P. and D. R. Climenko. 1928. Studies on the blood of birds. I. The corpuscles of the pigeon. *Quart. Journ. exp. Physiol.*, vol. 19, p. 43—49.
- Klieneberger und Carl. 1927. Die Blutmorphologie der Laboratoriumstiere. 2 Auflage, herausgeb. von C. Klieneberger, Leipzig, J. A. Barth.
- Lewis M. R. 1926. A study of the mononuclears of the frog's blood in vitro. *Arch. f. exp. Zellforsch.*, Bd. 2, S. 228—243.
- Loewenthal N. 1909. Contribution à l'étude des globules blancs du sang éosinophiles chez les Vertébrés. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* T. 45.
- Loewenthal N. 1927. Sur les variétés de globules blancs du sang chez le cyprin doré (*Carasius auratus*). *Arch. d'anat., d'histol. et d'embryol.* T. 7, p. 315—322.

- Loewenthal N. 1927. La formule leucocytaire chez les Amphibiens. Bull. d'Histol. appl., T. 4, p. 213—226.
- Loewenthal N. 1928. Étude sur les globules blancs du sang dans le série des vertébrés. Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol., T. 8, p. 223—309.
- Loewenthal N. 1928. Sur les neutrophiles du sang des amphibiens. Cpt. rend. Soc. de Biolog., T. 99, p. 275—277.
- Mallassez L. 1882. Sur l'origine et la formation des globules rouges dans la moelle des os. Arch. de physiol. norm. et pathol. T. 14 (2 Ser. T. 9) p. 1.
- Maurer F. 1915. Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre, Leipzig. 1920
- Maurer F. 1920. Das Vorkommen kernlosen Erythrozyten bei urodelen Amphibien. Verhandl. Anat. Gesell. 29 Versaml., Jena, Anat. Anz. Bd. 53, Erg. — H., S. 112—113.
- Maximow A. 1906. Über entzündliche Bindegewebsneubildung bei Axolotl. Ziegler's Beiträge, Bd. 39, S. 334.
- Maximow A. 1927. Bindegewebe und blutbildende Gewebe, Handbuch d. mikr. Anatomie d. Menschen, herausg. von W. v. Möllendorff Bd. 2, S. 232—583, Berlin, J. Springer.
- Minot C. S. 1912. The origin of the angioblast and the development of the blood. Keibel—Mall, Human Embryology, vol. 2.
- Meves F. 1906. Zur Kenntnis der Thrombocyten des Salamanderblutes und ihres Verhaltens bei der Gerinnung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68, S. 311.
- Mommsen H. 1927. Über die elektrostatische Ladung von Zellen des menschlichen Blutes, ein Beitrag zur Frage der Azido — und Basophilie. Folia Haemat., Bd. 34 (Arch.), S. 50—64.
- Niegolewski F. 1894. Die Ehrlich'sche Granulationen der weissen Blutkörperchen bei einigen Tierspezies. Inaug. — Dissert. München.
- Neumann A. 1925. Über makrochemische Untersuchungen der eosinophilen Granulasubstanz der Leucocyten mit Bemerkungen zur Begriffsbestimmung der „Eosinophilie“ und zur Frage der Sauerstofforte. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., Bd. 3, S. 46—55.
- Neumann A. 1925. Chemisches und Experimentelles über die Granula der Leukocyten und ihre oxydativ wirksamen Körper (Ozone). Arch. exp. Zellforsch., Bd. 6, S. 298—302.
- Neumann A. 1928. Über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse über die chemische Beschaffenheit der Leukocytengranula. Folia Haemat., Bd. 36, S. 95—483.
- Nikolaew N. M. 1927. Обмен веществ и проблема кроветворения Москва. Н. К. 8.
- Pentimalli 1909. Ueber die Zahlenverhältnisse der weissen Blutkörperchen bei den Amphibien... Inter. Monatsch. f. Anat. u. Physiol.
- Price-Jones C. 1910. The development of the red blood cells in the chick. Journ. Path. and Bacter., vol. 14, p. 218.

- Pouchet** 1879. *Journal de l' anat.* p. 20.
- Przewoski E.** 1896. Ueber die lokale Eosinophilie beim Krebs nebst Bemerkungen über die Bedeutung der eosinophilen Zellen im Allgemeinen. *Centralbl. f. Allg. Path. u. Pathol. Anat.*, Bd. 7, S. 177—191.
- Ringoen A.** 1921. The origin of the eosinophil leucocytes of mammals. *Folia Heam.*, Bd. 27, S. 10—68.
- Romeis B.** 1928. *Taschenbuch der mikroskopischen Technik.* 12 Auflage, München und Berlin, R. Oldenburg.
- Sabrazés et Muratet** 1908. Le sang de l'axolotl etc. *Folia haemet.* Bd. 6.
- Schaffer J.** 1921. Kernlose rote Blutkörperchen bei Amphibien. *Anat. Anz.* Bd. 54, S. 196.
- Schilling V.** 1921. Über die klinische Verwertung der Blutplättchenbefunde. *Dtsch. med. Wochens.*, S. 861.
- Schklarewsky** 1867. *Zbl. f. d. med. Wissensch.*, Bd. 55.
- Seifritz W.** 1926. The physical properties of erythrocytes. *Protoplasma*, Bd. 1, S. 245—365.
- Słonimski P. et J. Zweibaum** 1922. Sur quelques conditions de la coloration vitale des Infusoires. *Cpt. r. Soc. de Biol.*, T. 86, p. 71—72.
- Słonimski P. et J. Zweibaum** 1922. Sur l'excretion des colorants vitaux par les Infusoires. *Ibid.* p. 98—99.
- Słonimski P.** 1927. Über die Darstellung winziger Blutgefäße mittels der Benzidinprobe. *Zeitsch. f. wiss. Mikr.*, Bd. 44, S. 1—8.
- Słonimski P.** 1927. O barwieniu drobnych naczyń benzydyną. *Pam. i Zjazdu Anat.-Zool.*, str. 74—75.
- Słonimski P.** 1927. Sur une modification de l'ultra — mikro — méthode de Wu—Hsien et son application a la recherche de l'hémoglobine dans les disques germinatifs des oiseaux. *Cpt. r. Soc. de Biol.* T. 96, p. 1496—7.
- Słonimski P.** 1927. Sur l'apparition de l'hémoglobine dans l'aire vasculaire chez le poulet. *Ibid.* p. 1498—1501.
- Słonimski P.** 1928. К применению бензидинового метода к морфологии. *Trudy 3 Zjazdu Zool. Anat. i Embrjol. w Leningradzie.*
- Słonimski P.** 1928. Les thrombocytes contiennent — ils de l'hémoglobine? *C. r. de l'Assoc. d'Anat., Réun. Prague*, p. 420—425.
- Sterling — Okuniewski S.** 1924. Z badań nad eozynofilemją. *Arch. med. wewn.*, T. 2, S. 1—12.
- Sugiyama S.** 1926. Origin of thrombocytes and of the different types of blood cells as seen in the living chick blastoderm. *Contrib. to Embryol.* Nr. 97, *Carnegie Inst. of Washington*, pp. 121—248.
- Szymonowicz W.** 1924. *Podręcznik histologii i anatomji mikroskopowej.* II Wydanie, Wydawnictwo polskie, Poznań.
- Wallgren A.** 1926. Die eosinophile Leukozytose in Dunkelfeldbeleuchtung. Eine morphologische, morphogenetische und physiologische Studium. *Arb. Pathol. Inst. Univ. Helsingfors, N. F.* Bd. 4, S. 227—239.

- Weidenreich F. 1903. Die roten Blutkörperchen, I. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 13.
- Weidenreich F. 1904. Ditto II. Ibid. Bd. 14.
- Weidenreich F. 1905. Studien ueber das Blut und die blutbildenden und zerstörenden Organe. III. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 66, S. 270—298.
- Weidenreich F. 1908. Beiträge zur Kenntnis der granulierten Leukocyten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.
- Weidenreich F. 1909. Die Leukocyten und verwandte Zellformen. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 19.
- Weidenreich F. 1911. Blutkörperchen und Wanderzellen. Samml. Anat. u. Physiol. Vorträge und Aufsätze, Heft 15, S. 33.
- Werzberg A. 1911. Studien zur vergleichenden Haemozytologie einiger poikilothermer Vertebraten. Folia Haemat. Bd. 11 (Arch.).
- Wilson E. B. 1925. The Cell in Development and Heredity. New York.
- Wituschinski V. 1928. Hämatopoesis beim Axolotl nach Milzexstirpation Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., Bd. 6, S. 611—630.
- Wolff A. 1900. Die eosinophile Zellen, ihr Vorkommen und ihre Bedeutung. Zieglers Beitr. z. path. Anat. u. z. allg. Path. Bd. 28.
- Wright J. H. 1910. The histogenesis of the blood platelets. Journ. of Morphol. Vol. 21, p. 1.
- Ziegler H. E. 1891. Die biologische Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Thierreich. Biol. Centralbl., Bd. 11, S. 372—389.

#### SUMMARY.

### CELL ELEMENTS AND THEIR DERIVATIVES IN THE BLOOD OF *Batrachoseps attenuatus* Esch.

P. SŁONIMSKI.

(Department of Histology and Embryology, University of Warsaw).

1. The blood of the above-named species of caudated amphibia (*Urodela*) contains three types of non-nucleated elements, analogous to the three groups of blood cells, viz., a) erythroplastids, b) thromboplastids, and c) leucoplastids.

Amongst the latter, the author has for the first time established the existence in the blood of amphibiae of acidophile plastids. Further, a detailed description of acidophile granulocytes, which had not in *Batrachoseps* been more closely examined by previous authors, is given.

2. Emmel's observations on the significance of segmentation of the cytoplasm of cell elements of blood in the production of the above mentioned plastids is confirmed. At the same time, the possibility is pointed out of different mode of origin of erythroplastids, namely, also as a result of atrophy of nuclear substances; this hypothesis is based on the discovery of erythrocytes containing Jolly's bodies.

3. Together with the establishment of segmentation of cytoplasm, found in all three groups of the cellular constituents of blood, the author has observed the existence of binuclear erythrocytes and thrombocytes, as well as of the occurrence of amitosis among thrombocytes and neutro—and acidophile granulocytes.

4. The process of cytoplasmic segmentation, which takes place most distinctly in the erythrocytes, thrombocytes and granulocytes of *Batrachoseps*, is considered by the author to be due to specific differences in the colloidal state of blood constituents of this animal, and is treated as a specific adaptation leading to the increase in the active surface of these elements.

5. Neither in the thrombocytes nor in the eosinophile granules of the granulocytes was the author successful in finding the presence of haemoglobin, as shown by the benzidine reaction.

---

#### EXPLANATION OF FIGURES.

All microphotographs are of blood from *Batrachoseps attenuatus* Esch., films of which are, with the exception of photo 3, stained by Pappenheim's panoptic method. Microphotograph 3 is of a preparation stained by Lepehne's method and then by Unna's polychromatic blue. On all microphotographs will be seen, apart from the selected elements, erythroplastids in their vicinity.

#### Plate I.

Photo 1. A nucleated erythrocyte with abundant cytoplasm.  $\times 1180$ .

Photo 1. A nucleated erythrocyte with a narrow band of cytoplasm and erythroplastids.  $\times 1250$ .

Photo 3. A nucleated erythrocyte giving in its scanty cytoplasm a positive reaction for haemoglobin (*Lepehne-Unna* staining).

- Photo 4. A thrombocyte exhibiting an accumulation of azurophile granules at one of the poles of the cell.
- Photo 5. A thrombocyte with vacuoles in the cytoplasm.
- Photo 6. A thrombocyte from the central portion of which a thromboplastid is in process of detachment.

Plate II.

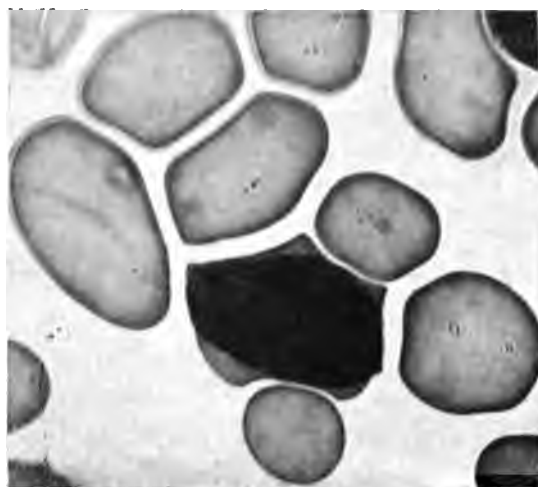
- Photo 7. An acidophile granulocyte (slightly damaged) and a polynuclear leucocyte (on the right).  $\times 1320$ .
- Photos 8, 9, 10 and 11. Various forms of acidophile granulocytes. In photo 11, we see by the side of the nucleus a light streak of hyaline cytoplasm.  $\times 1200$ .

Plate III.

- Photo 12. A thrombocyte and a thromboplastid with marked azurophile granules.
- Photo 13. An acidophile granuloplastid.
- Photos 14 and 15. Thromboplastid.
- Photo 16. An acidophile granuloplastid (greater magnification).
- Photo 17. An acidophile granulocyte in the final stage of amitosis.  $\times 1760$ .
-



1



2



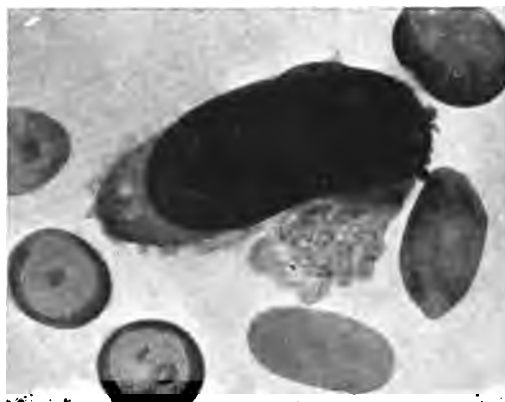
3



4



5

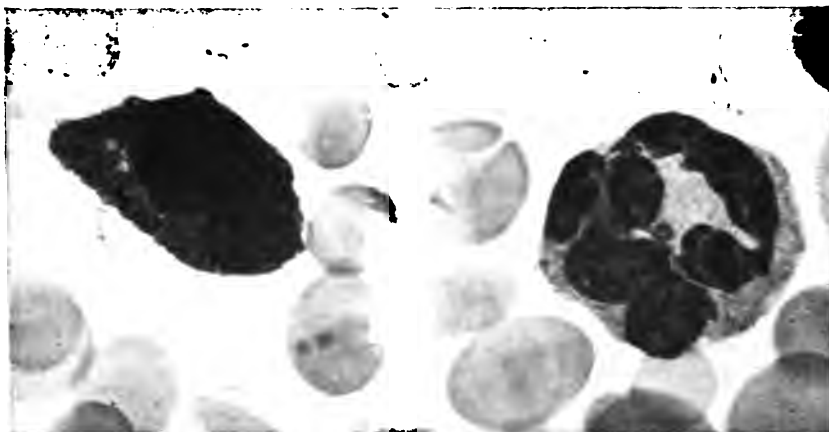


6

1. The first part of the document is a list of the names of the persons who have been appointed to the various positions of the Board of Directors of the Corporation.

2. The second part of the document is a list of the names of the persons who have been appointed to the various positions of the Board of Directors of the Corporation.

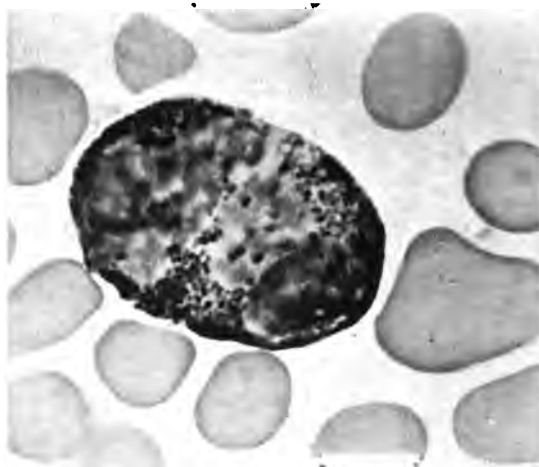




7



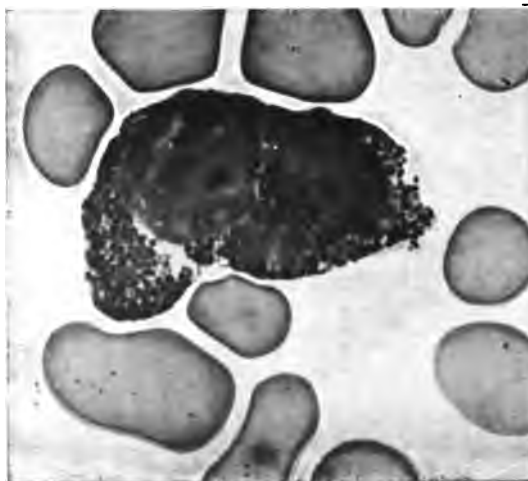
8



9



10



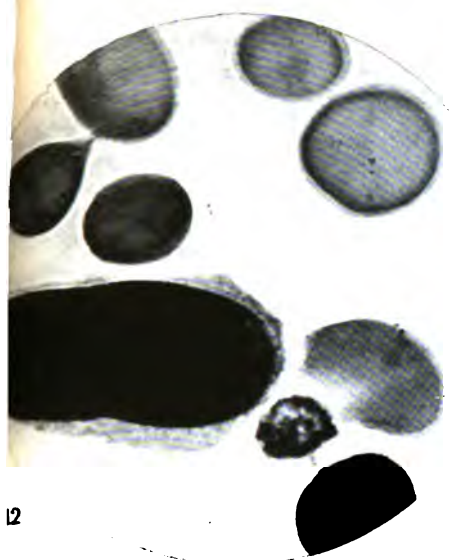
11

100

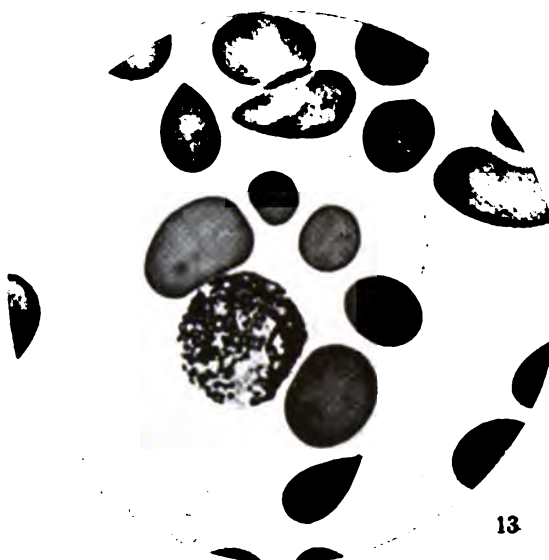
100

100

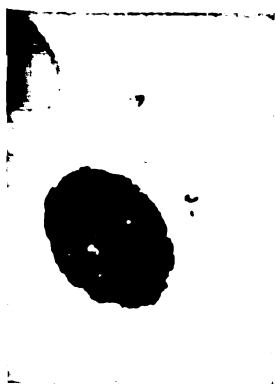
100



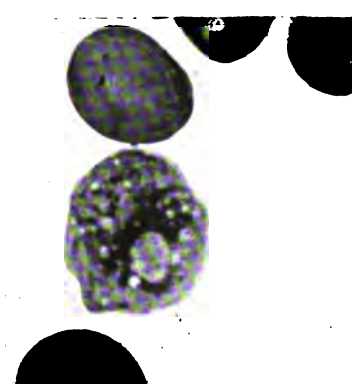
12



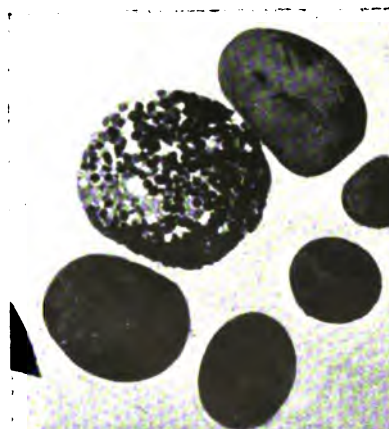
13



14



15



16



17

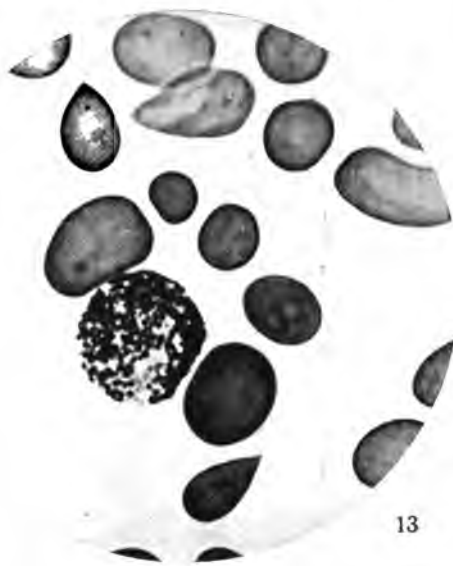
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221	222	223	224	225	226	227	228	229	230	231	232	233	234	235	236	237	238	239	240	241	242	243	244	245	246	247	248	249	250	251	252	253	254	255	256	257	258	259	260	261	262	263	264	265	266	267	268	269	270	271	272	273	274	275	276	277	278	279	280	281	282	283	284	285	286	287	288	289	290	291	292	293	294	295	296	297	298	299	300	301	302	303	304	305	306	307	308	309	310	311	312	313	314	315	316	317	318	319	320	321	322	323	324	325	326	327	328	329	330	331	332	333	334	335	336	337	338	339	340	341	342	343	344	345	346	347	348	349	350	351	352	353	354	355	356	357	358	359	360	361	362	363	364	365	366	367	368	369	370	371	372	373	374	375	376	377	378	379	380	381	382	383	384	385	386	387	388	389	390	391	392	393	394	395	396	397	398	399	400	401	402	403	404	405	406	407	408	409	410	411	412	413	414	415	416	417	418	419	420	421	422	423	424	425	426	427	428	429	430	431	432	433	434	435	436	437	438	439	440	441	442	443	444	445	446	447	448	449	450	451	452	453	454	455	456	457	458	459	460	461	462	463	464	465	466	467	468	469	470	471	472	473	474	475	476	477	478	479	480	481	482	483	484	485	486	487	488	489	490	491	492	493	494	495	496	497	498	499	500	501	502	503	504	505	506	507	508	509	510	511	512	513	514	515	516	517	518	519	520	521	522	523	524	525	526	527	528	529	530	531	532	533	534	535	536	537	538	539	540	541	542	543	544	545	546	547	548	549	550	551	552	553	554	555	556	557	558	559	560	561	562	563	564	565	566	567	568	569	570	571	572	573	574	575	576	577	578	579	580	581	582	583	584	585	586	587	588	589	590	591	592	593	594	595	596	597	598	599	600	601	602	603	604	605	606	607	608	609	610	611	612	613	614	615	616	617	618	619	620	621	622	623	624	625	626	627	628	629	630	631	632	633	634	635	636	637	638	639	640	641	642	643	644	645	646	647	648	649	650	651	652	653	654	655	656	657	658	659	660	661	662	663	664	665	666	667	668	669	670	671	672	673	674	675	676	677	678	679	680	681	682	683	684	685	686	687	688	689	690	691	692	693	694	695	696	697	698	699	700	701	702	703	704	705	706	707	708	709	710	711	712	713	714	715	716	717	718	719	720	721	722	723	724	725	726	727	728	729	730	731	732	733	734	735	736	737	738	739	740	741	742	743	744	745	746	747	748	749	750	751	752	753	754	755	756	757	758	759	760	761	762	763	764	765	766	767	768	769	770	771	772	773	774	775	776	777	778	779	780	781	782	783	784	785	786	787	788	789	790	791	792	793	794	795	796	797	798	799	800	801	802	803	804	805	806	807	808	809	810	811	812	813	814	815	816	817	818	819	820	821	822	823	824	825	826	827	828	829	830	831	832	833	834	835	836	837	838	839	840	841	842	843	844	845	846	847	848	849	850	851	852	853	854	855	856	857	858	859	860	861	862	863	864	865	866	867	868	869	870	871	872	873	874	875	876	877	878	879	880	881	882	883	884	885	886	887	888	889	890	891	892	893	894	895	896	897	898	899	900	901	902	903	904	905	906	907	908	909	910	911	912	913	914	915	916	917	918	919	920	921	922	923	924	925	926	927	928	929	930	931	932	933	934	935	936	937	938	939	940	941	942	943	944	945	946	947	948	949	950	951	952	953	954	955	956	957	958	959	960	961	962	963	964	965	966	967	968	969	970	971	972	973	974	975	976	977	978	979	980	981	982	983	984	985	986	987	988	989	990	991	992	993	994	995	996	997	998	999	1000	1001	1002	1003	1004	1005	1006	1007	1008	1009	1010	1011	1012	1013	1014	1015	1016	1017	1018	1019	1020	1021	1022	1023	1024	1025	1026	1027	1028	1029	1030	1031	1032	1033	1034	1035	1036	1037	1038	1039	1040	1041	1042	1043	1044	1045	1046	1047	1048	1049	1050	1051	1052	1053	1054	1055	1056	1057	1058	1059	1060	1061	1062	1063	1064	1065	1066	1067	1068	1069	1070	1071	1072	1073	1074	1075	1076	1077	1078	1079	1080	1081	1082	1083	1084	1085	1086	1087	1088	1089	1090	1091	1092	1093	1094	1095	1096	1097	1098	1099	1100	1101	1102	1103	1104	1105	1106	1107	1108	1109	1110	1111	1112	1113	1114	1115	1116	1117	1118	1119	1120	1121	1122	1123	1124	1125	1126	1127	1128	1129	1130	1131	1132	1133	1134	1135	1136	1137	1138	1139	1140	1141	1142	1143	1144	1145	1146	1147	1148	1149	1150	1151	1152	1153	1154	1155	1156	1157	1158	1159	1160	1161	1162	1163	1164	1165	1166	1167	1168	1169	1170	1171	1172	1173	1174	1175	1176	1177	1178	1179	1180	1181	1182	1183	1184	1185	1186	1187	1188	1189	1190	1191	1192	1193	1194	1195	1196	1197	1198	1199	1200	1201	1202	1203	1204	1205	1206	1207	1208	1209	1210	1211	1212	1213	1214	1215	1216	1217	1218	1219	1220	1221	1222	1223	1224	1225	1226	1227	1228	1229	1230	1231	1232	1233	1234	1235	1236	1237	1238	1239	1240	1241	1242	1243	1244	1245	1246	1247	1248	1249	1250	1251	1252	1253	1254	1255	1256	1257	1258	1259	1260	1261	1262	1263	1264	1265	1266	1267	1268	1269	1270	1271	1272	1273	1274	1275	1276	1277	1278	1279	1280	1281	1282	1283	1284	1285	1286	1287	1288	1289	1290	1291	1292	1293	1294	1295	1296	1297	1298	1299	1300	1301	1302	1303	1304	1305	1306	1307	1308	1309	1310	1311	1312	1313	1314	1315	1316	1317	1318	1319	1320	1321	1322	1323	1324	1325	1326	1327	1328	1329	1330	1331	1332	1333	1334	1335	1336	1337	1338	1339	1340	1341	1342	1343	1344	1345	1346	1347	1348	1349	1350	1351	1352	1353	1354	1355	1356	1357	1358	1359	1360	1361	1362	1363	1364	1365	1366	1367	1368	1369	1370	1371	1372	1373	1374	1375	1376	1377	1378	1379	1380	1381	1382	1383	1384	1385	1386	1387	1388	1389	1390	1391	1392	1393	1394	1395	1396	1397	1398	1399	1400	1401	1402	1403	1404	1405	1406	1407	1408	1409	1410	1411	1412	1413	1414	1415	1416	1417	1418	1419	1420	1421	1422	1423	1424	1425	1426	1427	1428	1429	1430	1431	1432	1433	1434	1435	1436	1437	1438	1439	1440	1441	1442	1443	1444	1445	1446	1447	1448	1449	1450	1451	1452	1453	1454	1455	1456	1457	1458	1459	1460	1461	1462	1463	1464	1465	1466	1467	1468	1469	1470	1471	1472	1473	1474	1475	1476	1477	1478	1479	1480	1481	1482	1483	1484	1485	1486	1487	1488	1489	1490	1491	1492	1493	1494	1495	14
---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	----



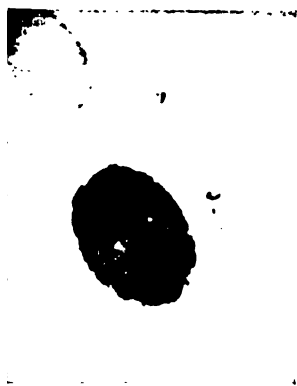




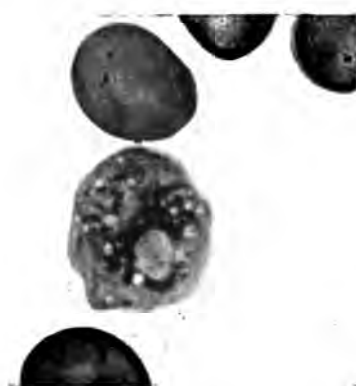
12



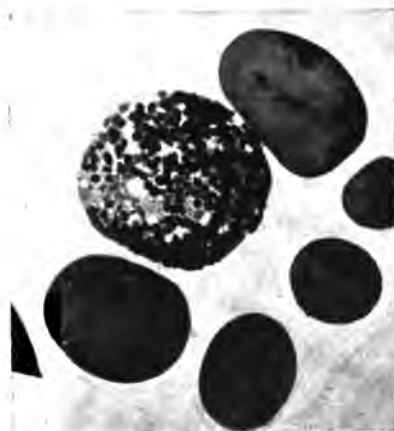
13



14



15



16



17









Drukarnia i Litografia  
p. t. „JAN COTTY”  
w Warszawie, Kapucyńska 7.

VII. *On the Existence of Four Distinct Hearts, having regular pulsations, connected with the Lymphatic System, in certain Amphibious Animals.* By JOHN MÜLLER, M.D. Professor of Physiology in the University of Bonn. Communicated by LEONARD HORNER, Esq. F.R.S.

Read Feb. 14, 1833.

I HAD long observed that it was very easy to obtain lymph from frogs, because these animals have large lymph-spaces (Lymphräume) immediately under the skin, and between the muscles. If the skin of the thigh of a frog be cut, the lymph will flow pretty freely, and may be collected in a watch-glass: it will continue fluid for ten minutes, and then coagulates; it is at first as clear as water. By this means, lymph can be exhibited to students, a matter of some importance, for medical men have very rarely an opportunity of seeing it, in the whole course of their lives; and the word has been very inappropriately applied to many heterogeneous things. Whether all the hollow spaces observed under the skin of the frog be true lymph-spaces, appears to me to be doubtful; several of them, however, most decidedly are so, especially those of the thigh.

None of the other amphibia have so large lymph-spaces as the frog has, but they all appear to be provided with remarkable *pulsating organs*, which direct the motion of the lymph. These I first observed in the frog.

#### 1. *Posterior Lymphatic Hearts of Amphibia.*

These are most easily found in the frog, but they exist also in the toad, the salamander, and the green lizard; probably in all amphibia, the naked as well as those provided with scales. The organ is double, and, in the frog, lies on each side, behind the articulation of the os femoris, next the anus, in the regio ischiadica. Its regular contractions may be seen even through the skin, but more distinctly when that over the part is removed. The organ lies immediately under the skin. The arteria and vena ischiadica, the largest vessels in the thigh, run

immediately underneath the organ, but the motion of the blood in those vessels has no influence upon it. The contractions are neither synchronous with the motions of the heart, nor with those of the lungs, and are peculiar to the organ; for they continue after the removal of the heart, and even after the dismemberment of the animal. The pulsations of the two organs, on the right and left sides, do not keep time together, but sometimes alternate at irregular intervals. The organ is about two lines long, in the direction of the length of the animal, and about one line in breadth. When it contracts, it assumes an appearance as if it were separated into distinct compartments, and its internal surface has a spongy cellular structure. The fluid which moves in it is certainly not blood, but clear colourless lymph. If an incision be made into the organ, and air be blown into it, in the direction of the lower extremity of the animal, all the connected lymph-spaces of the thigh and leg are filled with air. These lymph-spaces in the thigh, lie partly under the skin, and partly between the muscles, and coming from the anterior and posterior sides of the thigh, they unite in several large lymphatic trunks behind the organ, and through these trunks the organ itself can be inflated. The inflation of these trunks, or of the organ, fills with air a large lymph-space lying under the skin, at the posterior external part of the abdomen, and another of the same kind between the abdominal muscles and the peritoneum, in the same situation on each side. Sometimes also a large lymphatic vessel, having a very thin coat, becomes filled; this leads, in an upward direction, to the arteria iliaca, appears to come in contact with that on the other side, and ascends further towards the aorta abdominalis, like the ductus thoracicus; but this vessel cannot be further inflated in an upward direction, and it is possible that the lymph, from the posterior part of the abdomen, goes to the posterior lymphatic heart, while the lymph from the intestinal canal and anterior portion of the abdomen goes to the anterior lymphatic heart. If the lymphatic heart be inflated, in the direction of the upper extremities of the animal, a superficial lymphatic vessel becomes filled, which proceeds from the back into the organ. At the entrance of all these lymphatic vessels there appear to be valves, so that distention does not always take place when the organ is inflated. With this exception, the air passes freely from the lymphatic spaces of one side of the animal into those of the other. Neither the lymphatic spaces nor the lymphatic vessels exhibit

the least trace of action in themselves; it is the lymphatic heart alone which pulsates.

The connexion of the organ with the venous trunk of the thigh, on the same side, is very remarkable; for it appears clearly to conduct the lymph of the hinder extremities, as well as that of the posterior part of the abdomen and of the back, into this venous trunk.

I must here make some observations upon the posterior part of the venous system of the frog. The veins of the hinder extremities are, the *vena cruralis* and the *vena ischiadica*, and these unite above the thigh by a large transverse anastomosis. The *vena iliaca* is the continuation of the *vena ischiadica*, then becomes the *vena renalis advehens Jacobsonii*, which passes into the kidney after receiving branches from the posterior region of the abdomen. The transverse anastomosis of the *vena cruralis* and *ischiadica* passes, in the regio pubis into the *vena abdominalis anterior impar*, so that both cross veins unite in a semicircle, from the middle convexity of which the *vena abdominalis anterior* springs, while the extremities of the semicircle pass behind, into the *venæ ischiadicæ*. The *vena abdominalis anterior* receives the blood of the abdominal muscles, and, as happens in all amphibia, passes to the *vena portæ* of the liver. Thus the blood of the posterior part of the body does not immediately reach the *vena cava inferior*, but, according to JACOBSON, first passes through the *vena advehens* of the liver, and the *venæ advehentes* of the kidneys\*.

The *venæ advehentes* of the kidneys, the *vena abdominalis anterior cum vena portæ* become filled with air each time the lymphatic heart of the regio ischiadica is inflated, while the air passes into the *vena ischiadica* which lies under the lymphatic heart, through a venous branch, and then passes further, partly into the *vena renalis advehens* of this side, partly through the venous semicircle into the *vena renalis advehens* of the other side, and into the *vena abdominalis anterior*. This connexion of the lymphatic heart with a branch of the *vena ischiadica* is seen very perceptibly whenever an incision is made into the organ and it is injected with quicksilver by means of a steel syringe. In that case all the above-named veins become filled with quicksilver.

The posterior lymphatic hearts are somewhat difficult to find in the sala-

\* For an account of the venous system of amphibia, see JACOBSON in MECKEL'S Archiv für Physiologie, 3 band, 1817, p. 147.

ander and lizard, because their skin adheres very firmly; but in these animals they also lie under the skin, at the root of the tail, in a lateral position, behind the os ilium.

## 2. *Anterior Lymphatic Hearts of Amphibia.*

In a paper inserted in POGGENDORF'S *Annalen der Physik*, 1832\*, I alluded to the discovery I had made of the *posterior* lymphatic hearts; the *anterior* lymphatic hearts I only lately discovered. I read in an English medical journal that Dr. MARSHALL HALL, the author of a valuable work entitled "Essay on the Circulation of the Blood, London, 1831," had observed an artery in the frog, which continued to beat after the removal of the heart. It immediately occurred to me that this might also be the indication of the existence of a lymphatic heart; I procured the original work, which was only known in Germany by a short extract from it in FRIEDEL'S *Notizen*, and I then saw the figure of the injected artery in that meritorious book. Dr. HALL'S observations are entitled to much respect, but he has, in this case, been deceived; and the proofs which he conceived he had thereby obtained of the muscular contractility of the arteries, rest on no better foundation than others which have been brought forward. The pulsating vessel in that place is a vein, and indeed a branch of the vena jugularis; and its pulsations are produced by a lymphatic heart which is connected with the vessel, and sends lymph into it. If the lymphatic heart be cut, the pulsation of the vein in question instantly ceases.

The anterior lymphatic hearts lie on each side, upon the great processus transversus of the third vertebra. The organ is found at once if the scapula be carefully raised and partly cut away. It lies immediately under the posterior end of the scapula, and partly projects beyond the posterior edge of the processus transversus of the third vertebra, so that it can be seen from below, although not so conveniently. It is of a round shape, and anteriorly somewhat pointed where it is connected with the vein in question; it is almost as large as the posterior lymphatic heart. The fluid which is sent from it into this vein is colourless; the transparency of the organ shows very clearly that it is so. This vein receives at the same time its blood from fine venous branches, which run above and beneath the organ, and even pass over it. At

\* Beobachtungen zur Analyse der Lymphe des Blutes und des Chylus.

the moment of contraction of the lymphatic heart, the vein is the most distended, because it then receives the lymph; but when the lymphatic heart is relaxed, the vein collapses, and becomes more slender. If the lymphatic heart be injured, no further alteration takes place in the diameter of the vein. The lymphatic heart receives the lymph of the anterior part of the body, and probably also that of the intestinal canal, in order to send it into this vein. If an incision be made into the organ, and if it be inflated, immediately lymphatic spaces in the axilla become filled with air. By blowing in a direction towards the head, this vein, which I have said receives lymph from the organ, is filled with air; and if the organ be injected in the same direction with quicksilver, by means of a steel syringe, this vein, and through it the vena jugularis, as far as the vena cava superior, will be filled with quicksilver. The vein which proceeds from the organ forwards, in a direction parallel to the columna vertebralis, is, like most other veins, of a blackish colour, and unites with a vein of the occiput. The small trunk produced by this union, viz. the vena jugularis, now descends, receives venous branches from the scapula and from the axilla, and finally receives a vein of the region of the throat, and then ends in the vena cava superior, at the place where a great vein of the arm also enters the vena cava superior. This vein of the arm conducts a great part of the blood of the arm back, and receives a large vein of the skin of the trunk. The vena cutanea is remarkable on this account, that the blood of the skin of the abdomen arrives almost through it alone at the vena cava superior, while the blood of the abdominal muscles passes through the vena abdominalis anterior to the vena portæ, and from the posterior part of the abdomen into the venæ renales advehentes. The branches of the vena cutanea which go to the vein of the arm, come from the inferior and lateral part of the skin of the abdomen, and from the back. Smaller branches of the same vein unite behind with veins which go to the venous system of the thigh.

I have never discovered a trace of motion in the cysterna chyli and ductus thoracicus of mammalia.

In the vascular system of the blood, there certainly are particular places, besides the heart, which are capable of contractions; as for example, the bulbus aortæ in fishes and batrachia, the venæ cavæ where they enter the atrium, and the pulsating organ discovered by Dr. MARSHALL HALL at the end of the

vena caudalis of the eel, where that organ receives the venous branches of the extremity of the tail, and conducts its blood into the vena caudalis. But organs of pulsation in the lymphatic system have hitherto been altogether unknown; it is not probable that they should exist only in amphibia, and important discoveries of a like nature in the higher animals, such as birds and mammalia, may be expected;—my researches, as regards these, have however been hitherto unsuccessful.









# 14 DAY USE

RETURN TO DESK FROM WHICH BORROWED

## EARTH SCIENCES LIBRARY

This book is due on the last date stamped below, or  
on the date to which renewed.

Renewed books are subject to immediate recall.


LD 21-50m-4,'68  
(D6471s10)476

General Library  
University of California  
Berkeley

—886

